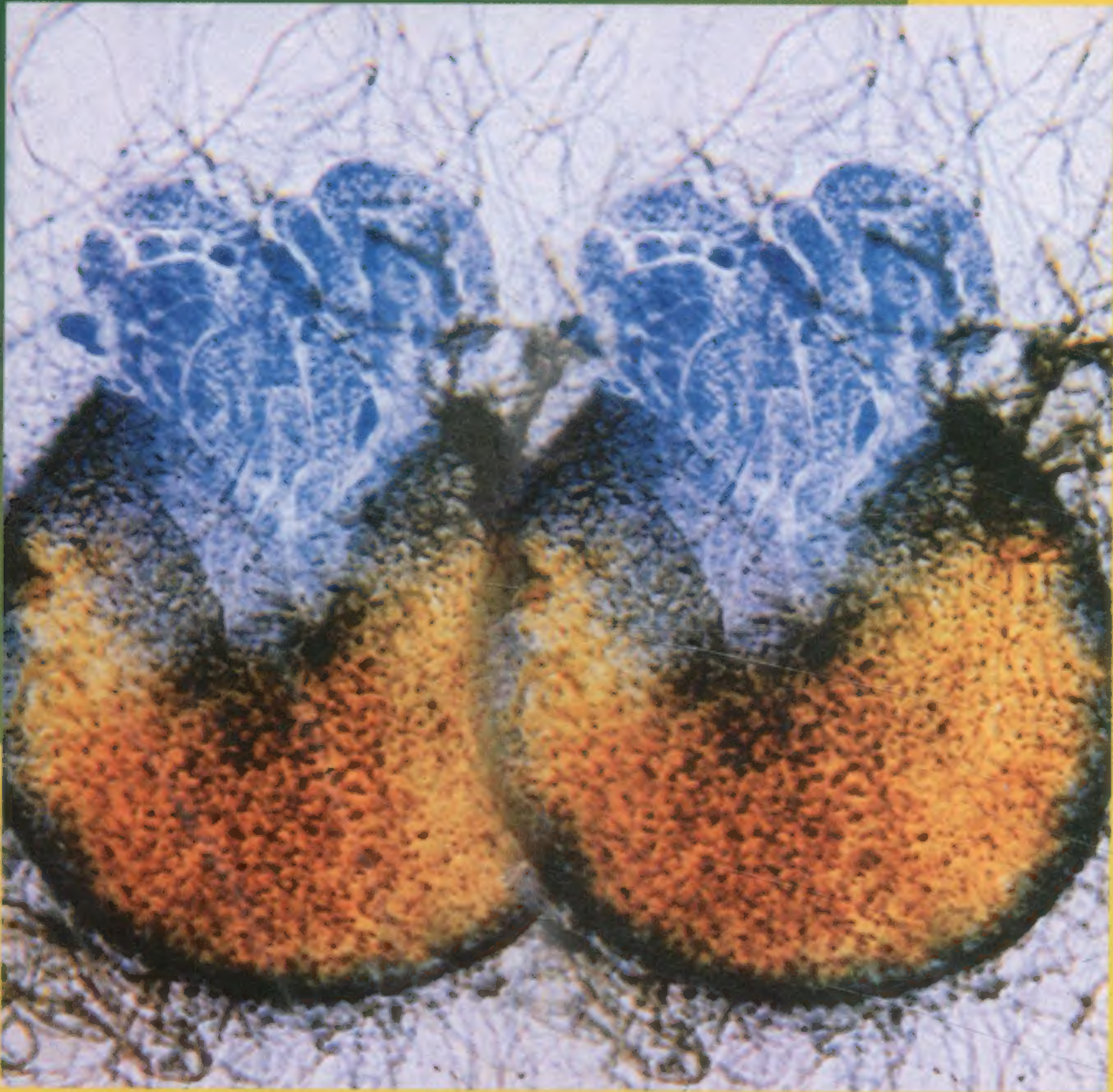


الفطريات

الفسولوجي ، التكاثري
وعلاقتها بالبيئة والإنسان

(الجزء الثاني)



أ.د. محمد محمد عمار

الدار العربية للنشر والتوزيع



الْمَدِينَات

الفطريات

الجزء الثانى
الفسىولوجى ، التكاثر
وعلاقتها بالبيئة والإنسان

تأليف

الأستاذ الدكتور / محمد محمد عمار

أستاذ أمراض النبات

كلية الزراعة - جامعة المنوفية

الدار العربية للنشر والتوزيع

حقوق النشر للطبعة العربية

الفطريات

رقم الإيداع ١٥٩٧ / ٢٠٠٢

I.S.B.N 977 - 258 - 177 - 0

الطبعة الأولى

٢٠٠٣

حقوق النشر محفوظة

لدار العربية للنشر والتوزيع

٣٢ ش عباس العقاد مدينة نصر - القاهرة

ت : ٢٧٥٣٣٣٥ فاكس : ٢٧٥٣٣٨٨

لا يجوز نشر أى جزء من هذا الكتاب ، أو إختزان مادته بطريقة الإسترجاع ، أو نقله على أى وجه ، أو بأية طريقة ، سواء أكانت إلكترونية ، أم ميكانيكية ، أم بالتصوير ، أم بالتسجيل ، أم بخلاف ذلك إلا بموافقة الناشر على هذا كتابة ، ومقدما .

• بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ •

أَفَرَأَيْتُمْ مَا تَحْرُثُونَ (٦٣) أَأَنْتُمْ تَزْرَعُونَهُ أَمْ نَحْنُ الزَّارِعُونَ
(٦٤) لَوْ نَشَاءُ لَجَعَلْنَاهُ حُطَامًا فَظَلْتُمْ تَفَكَّهُونَ (٦٥)

«صدق الله العظيم»

«سورة الواقعة»

مقدمة الناشر

يتزايد الإهتمام باللغة العربية يوما بعد يوم ، ولا شك أنه فى الغد القريب ستستعيد اللغة العربية هيبتها التى طالما إمتهنت وأذلت من أبنائها وغير أبنائها ، ولا ريب فى أن إزال لفة أية أمة من الأمم هو إزال ثقافى وفكرى للأمة نفسها ، الأمر الذى يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالا ونساء ، طلابا وطالبات ، علماء ومتقفين ، مفكرين وسياسيين فى سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة ، التى اعترف المجتمع الدولى بها لغة عمل فى منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها فى أنحاء العالم ؛ لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة أستوعبت - فيما مضى - علوم الأمم الأخرى ، وصهرتها فى بوتقتها اللغوية والفكرية ، فكانت لغة العلوم والآداب، ولغة الفكر والمخاطبة .

إن الفضل فى التقدم العلمى الذى تنعم به دول أوربا اليوم يرجع فى واقعه إلى الصحوة العلمية فى الترجمة التى عاشتها فى القرون الوسطى . فقد كان المرجع الوحيد فى العلوم الطبية والعلمية والإجتماعية هو الكتاب المترجم عن العربية لإبن سينا وابن الهيثم والفارابى وابن خلدون وغيرهم من العمالقة العرب. ولم ينكر الأوروبيون ذلك ، بل يسجل تاريخهم ماترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق ، وهذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطواعة للعلم والتدريس والتأليف ، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم ، وأن غيرها ليس بأدق منها ، ولا أقدر على التعبير . ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار التركى ، ثم البريطانى والفرنسى ، عاق اللغة عن النمو والتطور ، وأبعدها عن العلم والحضارة ، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لابد من أن تتغير ، وأن جمودهم لابد أن تدب فيه الحياة ، فاندفع

الرواد من اللغويين والأدباء والعلماء فى إنماء اللغة وتطويرها ، حتى أن مدرسة قصر العينى فى القاهرة ، والجامعة الأمريكية فى بيروت درّستا الطب باللغة العربية أول إنشائهما . ولو تصفحنا الكتب التى ألفت أو ترجمت يوم كان الطب يدرس فيها باللغة العربية لوجدناها كتب ممتازة لاتقل جودة عن أمثالها من كتب الغرب فى ذلك الحين ، سواء فى الطب ، أم حسن التعبير ، أم براعة الإيضاح ، ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد ، وسادت لغة المستعمر ، وفرضت على أبناء الأمة فرضا ، إذ رأى الأجنبى أن فى خنق اللغة مجال لعرقلة تقدم الأمة العربية . وبالرغم من المقاومة العنيفة التى قابلها ، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الأجنبى فيما يتطلع إليه ، فتقننوا فى أساليب التملق له اكتسابا لمرضاته ، ورجال تأثرو بحملات المستعمر الظالمة ، يشككون فى قدرة اللغة العربية على استيعاب الحضارة الجديدة ، وغاب عنهم ماقاله الحاكم الفرنسى لجيشه الزاحف إلى الجزائر : (علموا لغتنا وانشروها حتى نحكم الجزائر ، فإذا حكمت لغتنا الجزائر ، فقد حكمناها حقيقة) .

فهل لى أن أوجه النداء إلى جميع حكومات الدول العربية بأن تبادر - فى أسرع وقت ممكن - إلى اتخاذ التدابير ، والوسائل الكافية باستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام ، والمهنى ، والجامعى ، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الإطلاع على دور العلم والثقافة والانفتاح على العالم . وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب ، نظرا لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس ييسر على الطالب سرعة الفهم دون عائق لغوى ، وبذلك تزداد حصيلته الدراسية ، ويرفع بمستواه العلمى ، وذلك يعتبر تأصيلا للفكر العلمى فى البلاد ، وتمكينا للغة القومية من الازدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع ، وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم .

ولا يغيب عن حكوماتنا العربية أن حركة التعريب تسير متباطئة ، أو تكاد

تتوقف بالرغم من محاولات جادة إتخذتها سوريا فى الآونة الأخيرة لحمل مشعل التعريب فى مجالات العلوم المختلفة بما فيها الطب والصيدلة .. ولعلى أذكّر بأن إسرائيل قد ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية ، علما بأن عدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزد على خمسة عشر مليوناً من اليهود، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول واطلاعى ، وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآداب والتقنية ، كاليابان ، وأسبانيا ، ودول أمريكا اللاتينية ، ولم تشك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة ، فهل أمة العرب أقل شأنًا من غيرها ؟!

وأخيرا ... وتمشياً مع أهداف الدار العربية للنشر والتوزيع ، وتحقيقاً لأغراضها فى تدعيم الإنتاج العلمى ، وتشجيع العلماء والباحثين على إعداد مناهج التفكير العلمى وطرائقه وإعادتها إلى رحاب لغتنا الشريفة ، تقوم الدار بنشر هذا الكتاب المتميز الذى يعتبر واحداً من أبرز مانشرته الدار من الكتب العربية التى قام بتأليفها نخبة ممتازة من أساتذة الجامعات المصرية والعربية المختلفة .

وبهذا .. ننفذ عهداً قطعناه على الماضى قدما فيما أردناه فى خدمة لغة الوحي، وفيما أرادته الله تعالى لنا من جهاد فيها .

وقد صدق الله العظيم حينما قال فى كتابه الكريم (وقل إعملوا فسيرى الله عملكم ورسوله والمؤمنون ، وستردون إلى عالم الغيب والشهادة فينبئكم بما كنتم تعملون) .

محمد كبريالة

الدار العربية للنشر والتوزيع

نبذة عن المؤلف

أ.د. محمد محمد بيومى عمار

* من مواليد القليوبية ١٩٤٦/١٢/٤ .

* متزوج ووهبه الله بنتين وولد : سماء ، ندى ، أحمد .

* تلقى تعليمه قبل الجامعى بشبين القناطر – محافظة القليوبية .

* حصل على بكالوريوس العلوم الزراعية (أمراض نبات) عام ١٩٦٨ بتقدير عام جيد جدا (٨٤ر٦ ٪) من كلية الزراعة جامعة عين شمس .

* جند بالقوات المسلحة عام ١٩٦٨ فى سلاح الدفاع الجوى ؛ وعمل بكتائب الصواريخ والمدفعية والرادار وشارك فى حروب الاستنزاف .

* عين معيدا بكلية الزراعة بشبين الكوم عام ١٩٧٠ .

* حصل على درجة الماجستير (أمراض نبات) عام ١٩٧٥ من كلية الزراعة جامعة طنطا .

* سافر إلى يوجوسلافيا عام ١٩٧٨ لدراسة الدكتوراه ؛ حيث درس اللغة الصربوكرواتية ببلجراد لمدة عام ونصف .

* حصل على درجة الدكتوراه من جامعة نووى ساد» عام ١٩٨٣ .

* رأس إتحاد الطلاب المصريين بيوجوسلافيا فى الفترة من ١٩٧٩ إلى ١٩٨٣ .

* عين مدرسا بكلية الزراعة جامعة المنوفية عام ١٩٨٣ ، ثم أستاذا مساعدا عا. ١٩٨٧ ، ثم أستاذا بذات الكلية عام ١٩٩٤ .

* عمل أستاذا للفطريات والنبات والتقنية الدقيقة بكلية العلوم بمصراته - ليبيا في الفترة من ١٩٩٠ - ١٩٩٥ ، واختير عضوا بأمانة أعضاء هيئة التدريس خلال هذه الفترة .

* عضو جمعية أمراض النبات المصرية ، جمعية الميكروبيولوجيا المصرية ، جمعية وقاية النبات الیوجوسلافیة .

* شارك ولا يزال فی العديد من المشروعات البحثیة المتعلقة بمكافحة أمراض النبات وتقدير الخسائر الناتجة عنها .

* شارك فی العديد من المؤتمرات العلمیة المحلیة والعربیة والدولیة (مصر - لیبیا - یوجوسلافیا - الولايات المتحدة) .

أشرف وناقش ما یقرب من عشرين رسالة ماجستير ودكتوراه فی مجال أمراض النبات .

* أصدر أكثر من ثلاثین بحثا علمیا فی مجالات الفطریات - أمراض النبات - والمكافحة الحیویة لأمراض النبات .

* سافر فی مهمة علمیة للولايات المتحدة الأمريكية عام ٢٠٠٠ .

• بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ •

الإهداء

إلى من وهبني الله من أبناء

سماء، ندى، أحمد

سائلا الله لهم الهداية والتوفيق

تقديم

بسم الله الرحمن الرحيم الحمد لله رب العالمين ، الرحمن الرحيم ، مالك يوم الدين .. والصلاة والسلام على أشرف المرسلين سيدنا محمد وعلى آله وصحبه أجمعين ..

الحمد لله الذى الذى فضل الإنسان بالعقل والعلم على كثير من المخلوقات ؛ فسبحانه عز من قائل : ﴿ وَلَقَدْ كَرَّمْنَا بَنِي آدَمَ وَحَمَلْنَاهُمْ فِي الْبَرِّ وَالْبَحْرِ وَرَزَقْنَاهُمْ مِنَ الطَّيِّبَاتِ وَفَضَّلْنَاهُمْ عَلَى كَثِيرٍ مِمَّنْ خَلَقْنَا تَفْضِيلًا ﴾ (٧٠) ﴿ الإسراء ﴾

لقد تعرضنا فى الجزء الأول من كتاب «الفطريات» للشكل الخارجى والتقسيم ، وأود أن يصادفنا التوفيق فى هذا الجزء الثانى والذى يتضمن الفسيولوجى ، التكاثر ، علاقة الفطريات بالبيئة واستخدامات الإنسان .

ومن المعروف أن الفسيولوجى هو علم دراسة وظائف الأعضاء فى الكائنات الراقية . ولما كانت الفطريات لا تشتمل على أعضاء حقيقية .. فإن فسيولوجيا الفطريات تهتم بدراسة تأثير الظروف البيئية المحيطة على نمو وأيض مثل هذه الكائنات (الفصلين الأول والثانى) .

ويتعرض الفصل الثالث للتكاثر اللاجنسى والجنسى فى الفطريات والعوامل المؤثرة عليه سلبا أو إيجابا . فى حين يستعرض الفصل الرابع الطرز المختلفة للجراثيم (الأبواغ) ، طرق تكونها وانتشارها .

وتلعب الفطريات دورا هاما فى التوازن البيئى ؛ حيث أنها تشترك مع الكائنات الحية الدقيقة الأخرى فى التخلص من نفايات الطبيعة النباتية والحيوانية . إنها تقوم بتحليل هذه النفايات وتعيد إلى الكون ما تخزنه الأجسام الميتة من عناصر أساسية وضرورية لاستمرار الحياة على كوكب الأرض (مثل الكربون ، النيتروجين ، الفوسفور الخ) .

ولما كانت الفطريات تمتلك خاصية تحليل المواد ؛ فإنها ستتلف - ولا شك - منتجات الإنسان الحضارية من أثاث ومأكل وملبس إذا صادفتها . كما أن بعض الفطريات تفرز فى الوسط الذى تنمو عليه سموما قد تودى بحياة الإنسان أو حيواناته . ولذلك عرضنا بعض الأمثلة لما سبق فى الفصل الخامس (الفطريات كمترممات) .

ويعرض الفصل السادس الفطريات كمفترسات ومتطفلات وكيف يمكن استخدامها فى عمليات مكافحة الحيوية للحشرات الضارة أو الأمراض النباتية . كما يتضمن هذا الفصل الفطريات المتطفلة على الطيور والثدييات والأمراض التى تسببها للإنسان والحيوان وكذلك بعض أمراض النبات .

وليست المشاركة الفطرية لكائن آخر هى صورة طفيلية ضارة به على وجه العموم . فقد لوحظت صور الحياة التكافلية (تبادل النفع) بين الفطريات من جانب وأى من الطحالب ، الحشرات ، النباتات من جانب آخر . بل قد تصل نسبة النفع المتبادل إلى حد القول بأن النبات هو الذى يتطفل على الفطر فى بعض الأحيان . ويأتى ذكر الفطريات كمكافلات فى الفصل السابع .

وأخيرا .. وفى الفصل الثامن نتعرض لعلاقة الفطريات بالإنسان والذي قد يستخدمها مباشرة كغذاء ، أو يكون سبب الحظ فيقع صريعا بسمومها . والكثير من البشر يستخدم الفطريات كوسيط لإعداد طعامه وشرابه ودوائه ؛ أو يستغلها ببراءة للحصول على منتجات صناعية هامة سواء للاستهلاك المحلى أو للتصدير .

إن الفطريات كواحدة من ممالك الأحياء الخمس يجب أن تدرس جيدا حتى نتمكن من الاستفادة منها بالصورة المثلى فتعطينا خيرها ونتقى شرورها . وهذا ما تسعى إليه الدول المتقدمة .

ولا يفوتنى فى هذا المقام أن أشكر كل من علمنى حرفا منذ نعومة أظافرى وحتى ألقى ربى . كما أشكر الأخ العزيز الأستاذ/ سمير سلطان صاحب مركز سلطان العلمى للكمبيوتر بشبين الكوم والذي قام بكتابة هذا الكتاب .. والأخ الحبيب الأستاذ/ محمد درباله صاحب الدار العربية للنشر والتوزيع ذائعة الصيت فى الوطن العربى .

والله أسأل التوفيق ،،،

المؤلف

المحتويات

الموضوع	الصفحة
الفصل الأول : النمو	٣٣
ميكانيكية النمو فى الفطريات عديدة الخلايا	٣٣
قياس النمو الفطرى	٣٧
حركة النمو الفطرى	٣٨
نمو الفطريات فى مزرعة	٤١
الإحتياجات الغذائية للنمو	٤٣
إمتصاص الغذاء - الإنزيمات الهاضمة	٤٣
الإمتصاص	٤٥
العناصر الأساسية	٤٨
العناصر الكبرى الأساسية	٤٩
الكربون	٤٩
الكربوهيدرات	٥٠
السكريات الأحادية ومشتقاتها	٥٠
السكريات الثنائية والسكريات العديدة	٥٣
الأحماض العضوية	٥٥
النيتروجين	٥٦
النترات	٥٧
النيتريتات	٥٩

الأمونيوم	٥٩
النيتروجين العضوى	٦٠
الكبريت	٦١
الفوسفور ، البوتاسيوم ، المغنسيوم	٦٢
العناصر الصغرى الضرورية	٦٢
الفيتامينات	٦٥
الثيامين	٦٨
البيوتين	٧٠
الفيتامينات الأخرى	٧١
الفطريات ككائنات إختبار	٧٢
طرق التقدير الحيوى	٧٣
الاحتياجات الفيزيائية للنمو	٧٥
درجة الحرارة	٧٧
تركيز أيون الهيدروجين	٨١
النمو وتركيز أيون الهيدروجين المتأثر بالنمو	٨٣
تغيرات أيون الهيدروجين المتأثرة بالنمو	٨٤
الرطوبة	٨٥
الضوء	٨٧
التهوية	٨٨

٩٣	الفصل الثاني : الأيض (التحول الغذائي)
٩٤	أيض الكربون
٩٤	التنفس
٩٤	الأكسدة الحيوية
٩٥	إطلاق الطاقة
٩٧	المستقبل النهائي للهيدروجين
٩٧	التنفس - العملية
٩٨	الجليكوليسيز
٩٩	مسار إمدن مايرهوف
١٠٠	مسار الهكسوز أحادي الفوسفات
١٠٣	مسار إنتنر دودوروف في الفطريات
١٠٤	التخمير
١٠٧	التخمير إلى كحولات
١٠٨	التخمير إلى الجليسرول والكحولات عديدة الهيدريك الأخرى
١٠٩	التخمير إلى حمض اللاكتيك
١١٠	دورة حمض الستريك
١١٥	أدوار دورة حمض الستريك في الفطريات
١١٦	إنتاج الطاقة
١١٧	دور دورة حمض الستريك في التكشف

١١٩	العوامل المؤثرة على التنفس فى الفطريات
١٢١	المركبات الكربونية التى تنتجها الفطريات
١٢١	عديدات التسكر
١٢٥	خليط نواتج الأيض الهيدروكربونية
١٢٥	نواتج الأيض الأليفاتية
١٢٧	نواتج الأيض العطرية
١٣١	أيض النيتروجين
	أيض الحمض الأميني - تفاعلات نزع وانتقال مجموعة
١٣١	الأمين
١٣٢	هدم الحمض الأميني
١٣٣	تداخلات حمض الجلوتاميك
١٣٥	التخليق الحيوى للحمض الأميني
١٣٥	استخدام الطفرات ناقصة التغذية
١٣٨	مركبات النيتروجين فى الفطريات
١٣٨	المركبات النيتروجينية ذات الوظيفة
١٤٠	مركبات الأيض النيتروجينية غير الهامة
١٤١	أيض الدهن
١٤٢	هدم الدهن
١٤٥	الدهون المنتجة بواسطة الفطريات

١٤٩	الفصل الثالث : التكاثر
١٥٠	التكاثر اللاجنسى
١٥١	التباين النووى
١٥٤	الدورة التزاوجية الجانبية
١٥٨	انتشار التباين النووى والدورة التزاوجية الجانبية
١٥٩	مفهوم التكاثر الجنسى
١٥٩	التكاثر الجنسى
١٦٠	تماثل الميسليوم وتباين الميسليوم
١٦٢	التحكم فى تباين الميسليوم الفسيولوجى
١٦٢	التباين الميسليومى لأليلين
١٦٣	التباين الميسليومى متعدد الأليلات ثنائى الأقطاب
١٦٤	التباين الميسليومى متعدد الأليلات رباعى الأقطاب
١٦٧	التحكم فى تباين الميسليوم الظاهرى
١٦٩	تطور التباين الميسليومى
١٧٠	نمو التراكيب التكاثرية
١٧٠	التحكم الوراثى
١٧٢	التحكم الهرمونى
١٧٣	التحكم الهرمونى فى الكشف الجنسى
١٧٧	التحكم الهرمونى فى المشيج وتجاذب الحوافظ المشيجية
	التحكم الهرمونى فى استجابة الحافظة المشيجية ونمو
١٨٠	الثمرة الجرثومية

العوامل الغذائية والفيزيائية المؤثرة على التكاثر	١٨٢
التغذية - تركيز البيئة (الوسط)	١٨٤
التغذية الكربونية	١٨٨
التغذية النيتروجينية	١٩٠
المعادن والفيتامينات	١٩٢
العوامل الفيزيائية	١٩٤
الضوء	١٩٦
ميكانيكية الاستجابة الضوئية	١٩٧
الاستجابة للضوء	١٩٩
مصاحبة التنشيط الضوئي مع التثبيط الضوئي	٢٠١
الإضرار والعوائق الميكانيكية	٢٠٦
التكاثر في البيئة الطبيعية	٢٠٧
الفصل الرابع: الجراثيم	٢١١
تحرر الجراثيم	٢١٢
الميكانيكيات السلبية لتحرر الجراثيم	٢١٢
الميكانيكيات الفاعلة لتحرر الجراثيم	٢١٤
ميكانيكية الانفجار	٢١٦
ميكانيكية التكور	٢٣١
ميكانيكية الفقاعة في الفطريات البازيدية	٢٣٢

٢٣٦ ميكانيكية الانقلاب
٢٤٠ ميكانيكية الماء المشدور
٢٤١ انتشار الجراثيم
٢٤١ الانتثار بواسطة الهواء
٢٤٦ الانتثار بواسطة الماء
٢٤٩ الانتثار بواسطة الحيوانات
٢٥٣ كمون الجراثيم
٢٥٤ الكمون الداخلى
٢٥٤ المثبطات الذاتية
٢٥٦ التحكم الأيضى
٢٦٠ ميكانيكيات التحكم الأيضى
٢٦١ إنبات الجراثيم
٢٦٣ الفصل الخامس : الفطريات كمترمحات
٢٦٤ التحلل
٢٦٤ طرق دراسة التحلل
٢٦٦ عملية التحلل
٢٦٧ طريقة التحلل
٢٦٩ تحلل السليلوز
٢٧٠ تحلل الهيميسليلوز

٢٧١	تحلل اللجنين
٢٧٢	اللجنين وتكوين الدوبال
٢٧٣	دور المترمّمات في الطبيعة
٢٧٦	الفطريات المترمّمة في التربة
٢٧٧	طرق دراسة فطريات التربة
٢٧٩	طريقة شريحة الملامسة لروسي كولودني
٢٧٩	الأطباق المخففة
٢٨٠	أطباق التربة لوأركب
٢٨١	العزل المباشر
٢٨٢	فطريات التربة
٢٨٣	التثبيط الفطري
٢٨٤	العوامل المؤثرة على النمو في التربة
٢٨٧	التضاد بين كائنات التربة الدقيقة
٢٨٧	التحلل (التحطيم)
٢٨٧	التضاد الحيوي
٢٩٠	التنافس
٢٩٣	استعمار الطبقة التحتية وتتابعها
٢٩٧	تلف المواد بواسطة الفطريات
٣٠١	الأخشاب ومنتجاتها

الورق	٣٠٥
المنسوجات	٣٠٧
عفن الأغذية والسموم الفطرية	٣٠٨
السموم الفطرية فى الغذاء	٣٠٩
الأفلاتوكسينات	٣١٢
الفصل السادس : الفطريات كمفترسات ومتطفلات	٣١٩
الفطريات كمفترسات	٣١٩
الفطريات الخيطية المفترسة	٣٢٠
أعضاء الالتصاق	٣٢٠
الحلقات	٣٢٣
تكوين المصيدة (الفخ)	٣٢٤
المكافحة الحيوية	٣٢٦
الفطريات كمتطفلات	٣٢٧
الفطريات كمتطفلات على الفطريات	٣٢٨
الطفيليات حيوية التغذية (البيوتروفية)	٣٢٩
الظواهر الفسيولوجية للطفيليات المتلاصقة	٣٣٣
الطفيليات رمية التغذية (النيكروتروفية)	٣٣٥
الفطريات كمتطفلات على الحيوانات	٣٣٨
طفيليات مفصليات الأرجل	٣٣٩

الموضوع	الصفحة
إصابات إنتوموفثورا	٣٣٩
إصابات ماسوسبورا	٣٤٢
إصابات كورديسبس	٣٤٤
أمراض المسكردين	٣٤٦
الطفيليات الفطرية كعوامل مكافحة حيوية	٣٤٩
الفطريات كمتطفلات على الطيور والثدييات	٣٥٢
الفطريات	٣٥٣
الأمراض الجهازية	٣٥٥
الأمراض المتوسطة	٣٥٩
الأمراض الظاهرية	٣٦٢
الفطريات كمتطفلات على النباتات	٣٦٧
الفطريات المسببة للأمراض	٣٧١
القدرة المرضية	٣٧٢
أمراض النباتات	٣٧٤
الاختراق	٣٧٤
التثبيت داخل العائل	٣٧٥
تحلل الأنسجة	٣٧٨
التداخل مع النمو العادى	٣٨٠
التداخل مع العمليات الفسيولوجية	٣٧٥

البيئة	٣٨٩
المكافحة	٣٩٠
الفصل السابع : الفطريات كمتكافلات	٣٩٣
الفطريات كمراافقات للنباتات	٣٩٣
الأشنيات	٣٩٤
حياة المتكافل	٣٩٦
مكونات المتكافل	٤٠٢
الشريك الطحلبى	٤٠٢
الشريك الفطرى	٤٠٤
إعادة تخليق الأشن من الشريكين	٤٠٥
طبيعة التداخل	٤٠٦
الفوائد المتاحة للشريك الفطرى	٤٠٦
الفوائد المتاحة للشريك الطحلبى	٤٠٨
الميكوريزا (الفطريات الجذرية)	٤٠٩
الميكوريزا الخارجية	٤١٠
نباتات الميكوريزا الخارجية	٤١٠
فطريات الميكوريزا الخارجية	٤١٢
طبيعة التداخل	٤١٣
الميكوريزا الداخلية	٤١٩

٤١٩	الفطريات المقسمة
٤٢٢	الفطريات غير المقسمة
٤٢٦	الفطريات كمتكافلات مع الحشرات
٤٢٦	المتكافلات الداخلية
٤٢٩	المتكافلات الخارجية
٤٢٩	سببوتوبازيديوم
٤٣٢	فطريات أمبروسيا
٤٣٦	الحشرات زارعة الفطر
٤٣٦	النمل زارع الفطر
٤٤١	الفصل الثامن: الفطريات والإنسان
٤٤٤	الفطريات كغذاء للإنسان
٤٤٥	زراعة الفطريات
٤٤٩	الفطريات السامة
٤٥١	المظاهر الاكلينيكية للتسمم الفطري
٤٥٢	الفطريات المؤثرة على القناة الهضمية
٤٥٢	الفطريات المؤثرة على الجهاز العصبي
٤٥٦	فطريات الهلوسة
٤٥٨	الفطريات المسببة لتخطيط الخلية
٤٦٠	الفطريات وتصنيع الغذاء

٤٦٠	الخبز والمشروبات الكحولية
٤٦١	الخبز
٤٦٣	النبيذ
٤٦٥	البيرة
٤٦٦	الويسكى
٤٦٧	الجبن
٤٦٨	جبن كاممبَرت
٤٦٩	جبن روكيفورت
٤٧٠	الأطعمة الشرقية
٤٧١	التمبَه
٤٧٢	الشويو
٤٧٤	الإنتاج الصناعى واستخدام نواتج الأيض الفطرية
٤٧٧	الطرق المتبعة فى الفطريات الصناعية
٤٧٧	دراسات ارشادية
٤٧٧	أوعية المزارع
٤٧٩	البيئة (الوسط الغذائى)
٤٨١	حمض الستريك
٤٨٢	إنتاج حمض الستريك
٤٨٥	ميكانيكية تكوين حمض الستريك

الكحول	٤٨٦
البنسلين	٤٨٧
إنتاج البنسلين	٤٨٩
التخليق الحيوى للبنسلين	٤٩٢
تحولات الستيرويد	٤٩٣
الإرجوت ، التسمم الإرجوتى ، وقلويدات الإرجوت	٤٩٦
المراجع	٥٠١
المصطلحات	٥٦١

الفصل الأول

النمو

Growth

جميع الكائنات لها القدرة على الزيادة فى الكتلة بواسطة إنقسام الخلية ، تضخم الخلية ، أو كليهما . ويطلق على مثل هذه الزيادة فى الكتلة مصطلح النمو . وتلعب هذه العمليات أدوارا متباينة الأهمية فى مختلف الكائنات . وبالمقارنة فى الكائنات البسيطة وحيدة الخلية (متضمنة الخمائر) ، يحدث النمو بصفة دائمة بالإنقسام الخلوى ، الذى يؤدى إلى زيادة العدد وبالتالي فهو عملية تكاثرية . وتضخم الخلية الذى يصحبه انقسام النواة وتخليق السيتوبلازم ، هو المسئول الأساسى عن نمو الفطريات السيئوسيتية ، والثالوسات غير الميسليومية مثل أفراد البلاستوكلاديات . أما الفطريات الميسليومية ، فهى مثل الكائنات الأخرى عديدة الخلايا ، تنمو عن طريق الانقسام الخلوى والتضخم معا .

ميكانيكية النمو فى الفطريات عديدة الخلايا :

Mechanics of Growth in Multicellular Fungi

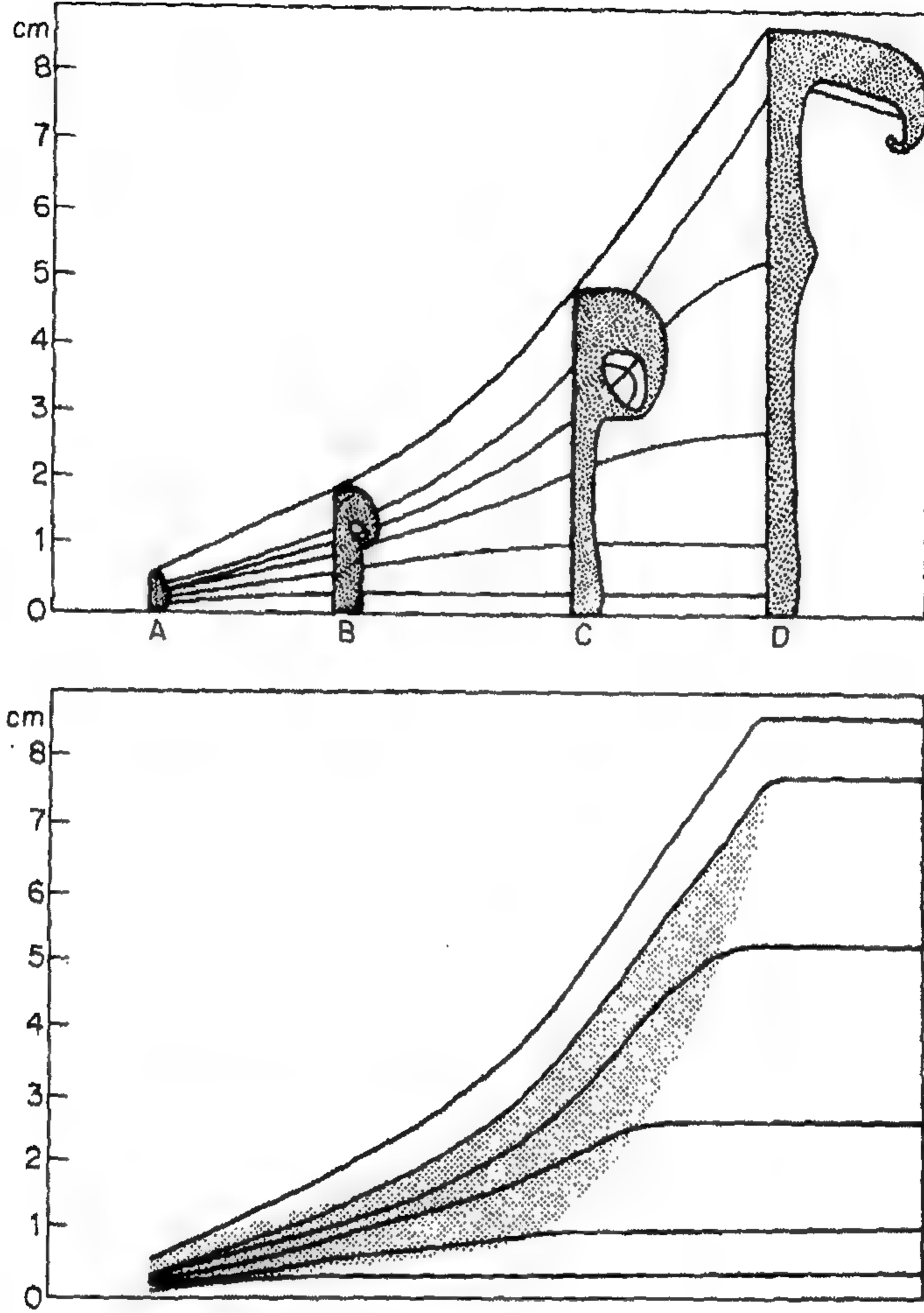
يتكون الخيط الفطرى أساسا من جدار خلوى صلب يحيط بسيتوبلازم به فجوات عصارية ، وطرف الخيط الفطرى (زو جدار مرن ، وعدد كبير من الأنوية ، وسيتوبلازم ليست به فجوات عصارية) . ويشكل طرف الهيف هذا حوالى ٥٠ -

١٠٠ ميكرون من الطرف الأخير للخيوط الفطرى . وكما سبق الوصف فى الفصل الأول - الجزء الأول ، يحدث النمو فى الفطريات الميسليومية بواسطة تمدد طرف الخيوط الفطرى ، بينما ليس للأجزاء المسنة من الخيوط الفطرية المقدرة على النمو . ورغم أن الهيفات المسنة لا تستطيع النمو ، إلا أن لها دور هام فى تدعيم نمو الطرف حيث يتكون البروتوبلازم الجديد بها وينتقل إلى طرف الهيفا بالتيار السيتوبلازمى النشط . (ويشير استخدام المواد المشعة أن معدلات تخليق البروتين والحمض النووى ريبونيوكليل لا تتناقص بشدة فى مناطق الخيوط الفطرى البعيدة عن قمة الهيفا) . هذا هو الانتقال النشط للمكونات المخلقة التى تؤدى إلى امكانية معدل نمو سريع لقمة الخيوط الفطرى (Zabkar, 1959) ، والذي يكون فى مزرعة *Neurospora* حوالى ٣٦ إلى ٣٨ ملليمتر / ساعة (Ryan et al., 1943) .

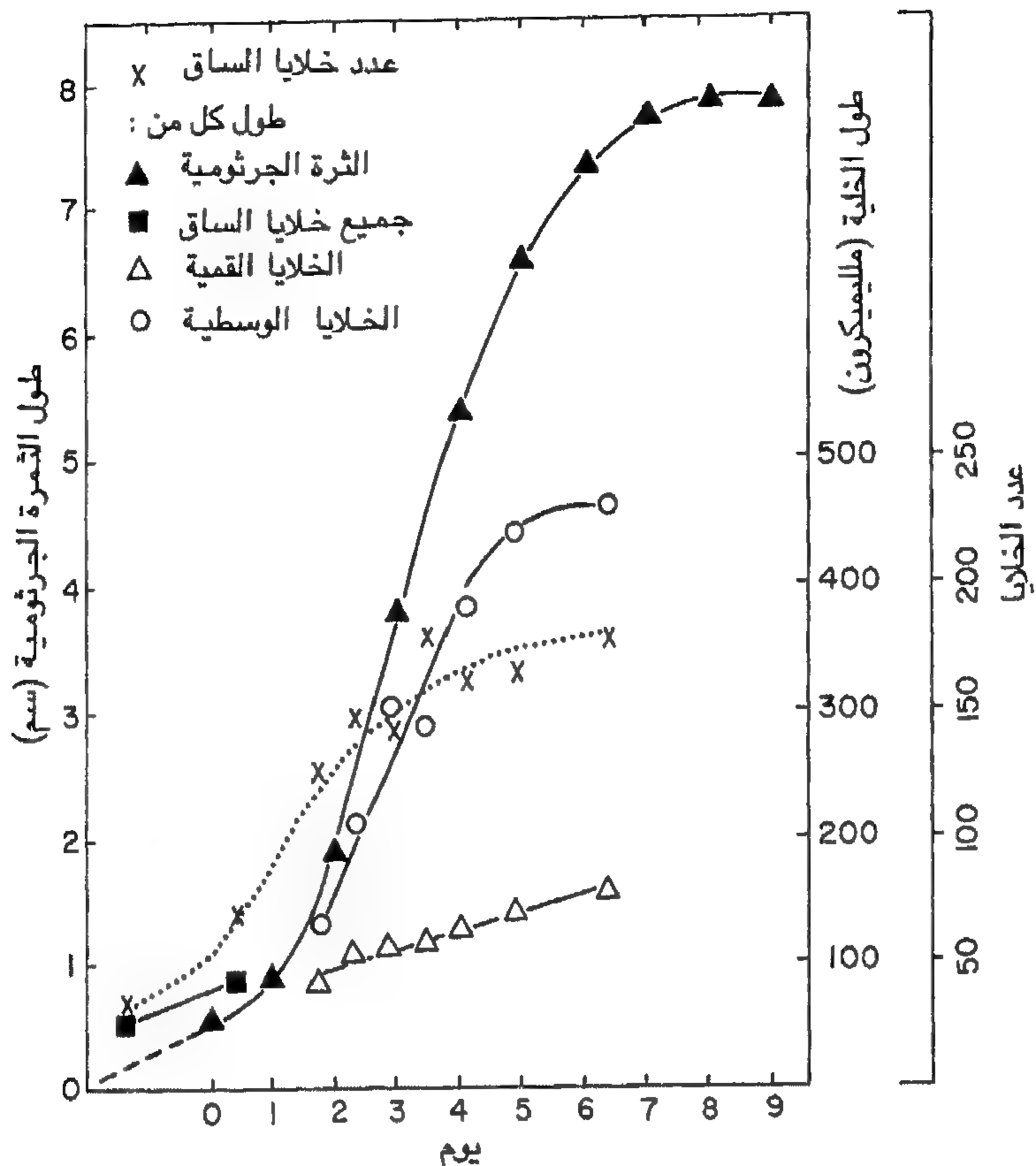
وتكون الهيفا النامية عادة أفرعا فى تعاقب قمى (تتدرج فى الصغر تجاه القمة) خلف قمة الهيفا . ويتم تكوين الفرع بليونة موضعية فى منطقة سابقة من جدار الخيوط الفطرى الصلب ، ثم ينمو الفرع من هذا الجزء . وهذا الفرع الأولى ينمو منه عادة نظم أفرع من الدرجات الثانية والثالثة . وعند بدء نمو فرع ، يجب أن يتكشف جدار خلوى سميك وأن تظهر قمة نامية جديدة . وهذه العملية سريعة للغاية ، إذ تحتاج فقط حوالى ٤٠ - ٦٠ ثانية (Burnett, 1976) . والسيادة القمية النموذجية تكون واضحة ؛ وهذه هى ، أن الهيفا المنتجة للأفرع تستمر فى النمو بمعدل أكثر سرعة وتكون عادة أطول من الأفرع التى تنتجها . ولهذا السبب ، يظهر نموذج النمو المثالى فى صور محور مركزى طويل تتفرع منه محاور أقصر ؛ وكل محور مركزى طويل يكون أطول من الأفرع التى يحملها ، ويشبه ذلك تماما صورة شجرة صنوبر ثنائية الأبعاد . ويمكن أن يتحطم نموذج

النمو هذا فى المزرعة ، لأن الميسليوم يظهر رغبة قوية فى إحتلال كل الوسط أثناء نمو المستعمرة . وفى هذه الحالة ، يمكن أن تفقد السيادة القمية للهيفات القائدة ويمكن للهيفات الفرعية النامية منها أن تنمو بمعدل أسرع فى الفراغ غير المحتل . ويؤدى طراز النمو هذا إلى تكوين مستعمرة مستديرة على البيئة الصلبة والتي لاتوجد بها موانع اعتراضية أو إلى تكوين مستعمرة كروية فى البيئة السائلة . وميكانيكية التحكم فى التفرع والسيادة القمية لم تعرف بعد .

وتتكون الثمار الجرثومية المعقدة والأجسام الحجرية من ميسليوم متحور لتكوين خلايا وأنسجة محددة . وتتميز الثمار الجرثومية بوجود مناطق نسيجية والتي تستطيل ، تتمدد ، وتتغير أثناء النمو لتعطى الثمرة الجرثومية شكلها النهائى الناضج (شكل ١) . وبعض مناطق الأنسجة النامية (تتكون عادة من هيفات متوازية محكمة الحزم) تبدو أنشط فى نموها عن قممها ، التي تمتلك السيتوبلازم الكثيف والأنوية العديدة المميزين لقمم الهيفات النامية . فعلى النقيض من الهيفات ، تظهر الخلايا فى الثمرة الأسكية أو الثمرة البازيدية حالات بينية من التضخم ، الاستطالة ، أو التقسيم بعد تكوينها (شكل ٢) . وفى أحد الثمار الأسكية ، يمكن لهيفات إضافية أن تشق طريقها لأعلى خلال النسيج النامى جزئيا ، وبهذه الطريقة تزداد كتلة النسيج العقيم والطبقة الخصيبية فى الثمرة الأسكية . والأجسام الحجرية التي تفتقر إلى نقط نمو محددة ؛ الموجودة فى الثمار الأسكية والثمار البازيدية ؛ تصل إلى حجمها النهائى باستطالة الهيفات الخصبة وتفرعها ، ثم يتبع ذلك تضخم واضح للخلايا .



شكل (١) : فوق : منحنى تخطيطي للفطر *Agaricus campestris* يوضح أربع مراحل مختلفة . رسمت الخطوط خلال نقاط متجانسة . المحور الأفقي هو فقط عبارة عن تقدير تقريبي للزمن . أسفل : نفس الشكل العلوي ، ولكن مناطق الساق التي تمثل عملية الاستطالة (كمثال لمنطقة النمو) تقع داخل المنطقة المظلة . بهذه الطريقة يمكن مشاهدة تمدد منطقة النمو عند كل مرحلة من النمو .



شكل (٢) : نمو الثمرة الجراثومية وقد قدر بمعدل النمو وعدد جميع الخلايا الفردية ، كما شوهد في فطر عيش الغراب *Flammulina velutipes* .

قياس النمو الفطري : Measurement of Fungal Growth

إن أبسط طريقة لتقدير نمو فطري هي بواسطة القياس الخطي (سرعة النمو) . فيمكن الحصول على التغير في قطر مستعمرة نامية على الآجار بعد فترة من الزمن . وبطريقة أخرى ، يمكن أن تستخدم أنبوبة نمو أفقية ذات طول

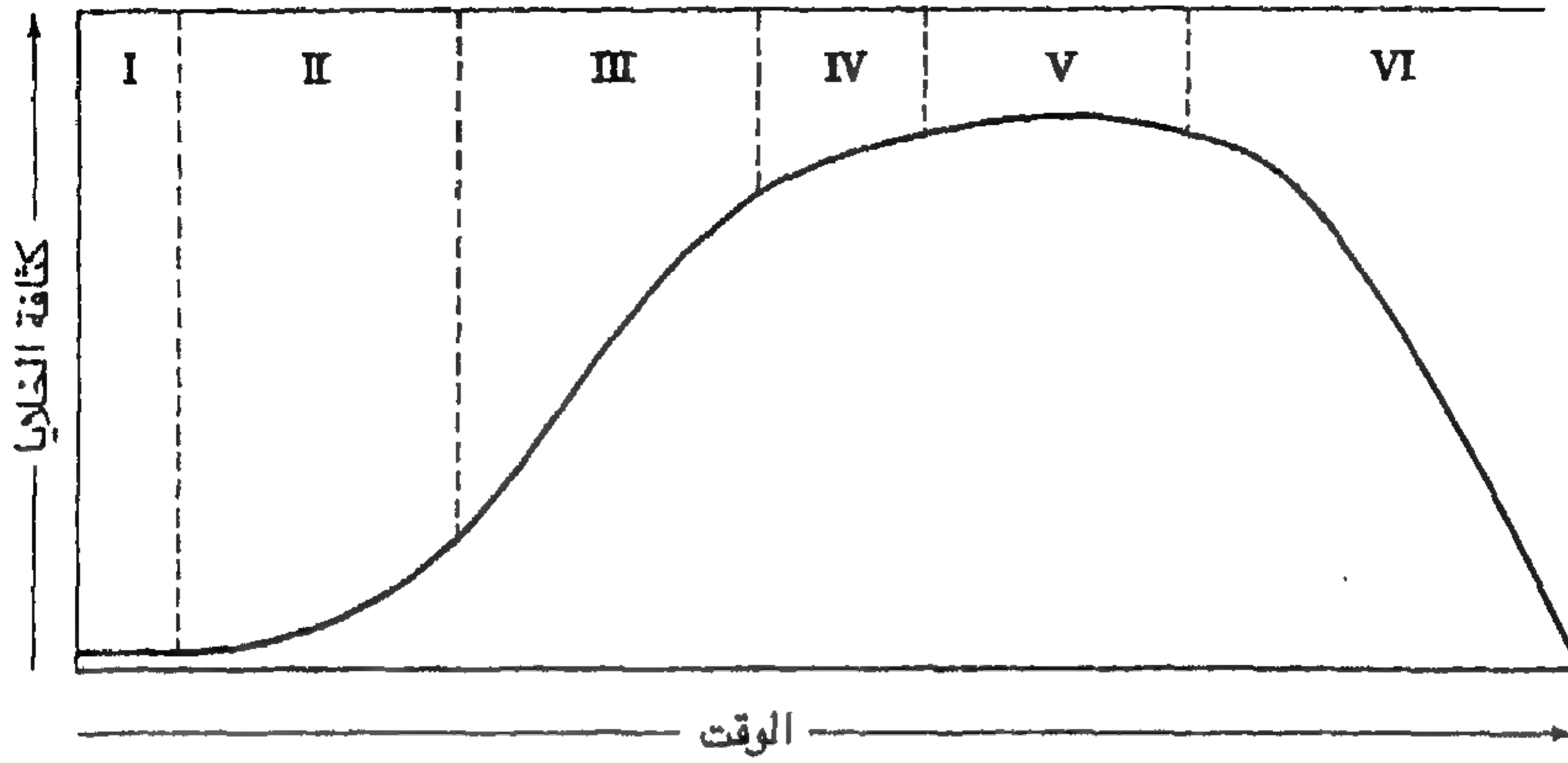
حوالى ٤٠ سنتيمترا وتحتوى على طبقة من الآجار وذلك بالقياس من نقطة التلقيح إلى حافة الميسليوم المتقدمة على فترات أو بالقياس الميكروسكوبى للهيئات الفردية . وهذه الطرق هى الأبسط حقيقة ، وذات قيمة فى إجراء تقديرات مبدئية للنمو ، كما أنها غير متلفة ؛ حيث تسمح بتكرار التقديرات لنفس الميسليوم . ولكنها تفشل فى حسابات الميسليوم الهوائى أو الميسليوم المغمور فى الآجار كما تفشل أيضا فى التمييز بين انتشار الميسليوم على البيئة والإنتاج الفعلى الكلى للميسليوم .

والطريقة الأكثر دقة فى قياس نمو فطرى هى تقدير الوزن الجاف الناتج (كمية النمو) ، حيث تلقح بيئة سائلة بالفطر ، وبعد فترة النمو ، نتحصل على الميسليوم الناتج بالترشيح أو الطرد المركزى ، يجفف ، ثم يوزن . وعلى العكس من التقنيات الخطية ، فهذه الطريقة متلفة ويجب أن تستخدم أعدادا كبيرة من المزارع تباعا من أجل الحصول على معدلات النمو بعد فترة زمنية ، كما أنها تقيس نواتج التخزين المتجمعة بدلا من البروتوبلازم الجديد .

أما نمو الفطريات وحيدة الخلية ، مثل الخمائر ، فيجب بأن تقدر بالطرق البكتيرية ، مثل التغيرات فى إمتصاص الضوء أو تشتيت الضوء فى مزرعة على بيئة سائلة . وهذه التقنيات سهلة الإجراء وتسمح بتكرار العمل على مزرعة واحدة .

حركة النمو الفطرى : Kinetics of Fungal Growth

إذا تتبعنا معدل نمو كائنات وحيدة الخلية مثل البكتريا أو الخمائر فى مزرعة سائلة من وقت التلقيح حتى تردى النمو ، ينتج نموذج نمو يمكن تقسيمه إلى

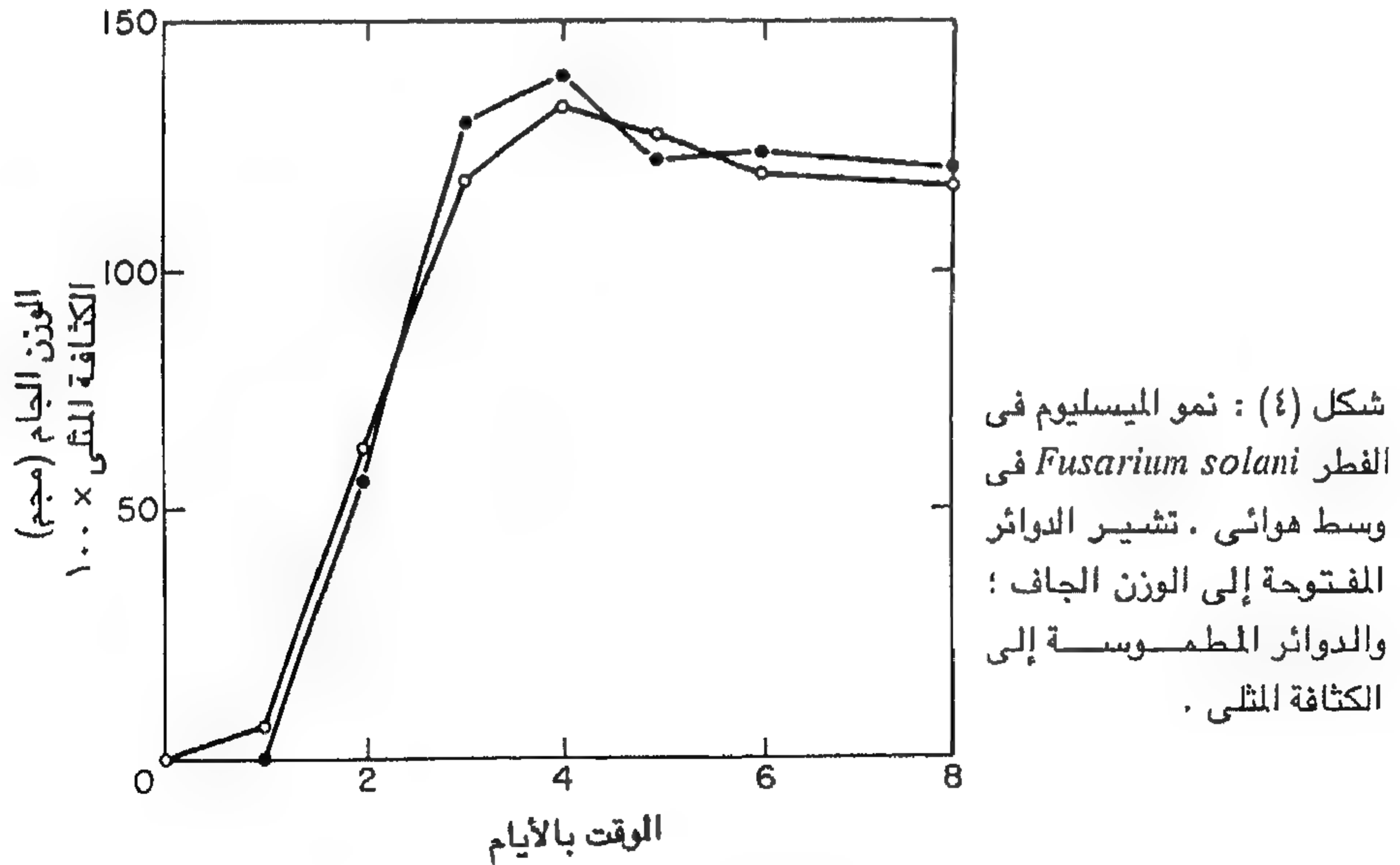


شكل (٣) : منحنى نمو مثالي لكائن وحيد الخلية مثل الخميرة . أنظر النص لمناقشة الأطوار المشار إليها .

المراحل التالية (شكل ٣) . المرحلة I (طور التثبيت - الركود) وهي فترة تحدث بعد التلقيح وقبل أن يأخذ أى إنقسام خلوى مكانه . المرحلة II (طور النمو اللوغاريتمى أو الأسى) وينشأ عند بدء الانقسام الخلوى ويميز الانتقال بين مرحلتى السكون والنمو النشط . المرحلة III (طور الظهور) ويبلغ عندما يحدث الانقسام الخلوى ويصل إلى معدل ثابت . وخلال المرحلة III تتم أكبر زيادة فى عدد الخلايا ؛ فهذه هى زيادة هيكلية بالعدد . المرحلة IV (طور الإعلان أو الوضوح) ويتميز بنقص الانقسام الخلوى حتى المرحلة V (طور الثبات أو التوقف) ويصل عندما لا يكون هناك نمو إضافى أو إنتاج جديد للخلايا يكافئ موت الخلايا المسنة . وفى النهاية تحدث الشيخوخة وتتميز بنقص عدد الخلايا الحية (المرحلة VI ، طور التردى أو الموت) . ويختلف الوقت الفعلى اللازم لكل طور بحسب كل كائن والظروف الخاصة التى زرع تحتها .

ورغم أنه يمكن تحديد هذه الأطوار بدقة فى حالة الكائنات وحيدة الخلية فى البيئة السائلة ، فإن الفطريات الميسليومية لا تخضع لمثل هذا الوضوح فى

التحليل الكمى . فانقسام كل خلية إلى خليتين الناتج فى زيادة طور الظهور فى الكائنات وحيدة الخلية يفتقر إليه كما يوجد نشاط تكشفى للخلايا . كما يتحدد النمو بقمة الهيفا فقط ، والتي تنمو بمعدل خطى مختلف ولهذا السبب تتحدد حافة المستعمرة فى معدل خطى . ورغم أن كل هيفا تتحدد فى معدل خطى ، يحدث نمو *Chaetomium globosum* بوضوح أثناء مراحل النمو الأول للمستعمرة إذا أخذ فى الاعتبار جميع الميسليوم المتفرع . وأثناء المراحل المتأخرة لنمو المستعمرة - على أى حال - فإن النمو فى مركز المستعمرة يتردى فى حين تستمر الهيفات الحافية فى معدل نموها الخطى (Plomely, 1959) . وبصورة عامة ، يمكن تقسيم النمو الميسليومى كىفيا إلى الآتى : المرحلة I (طور الركود) حيث لا يشاهد أى نمو ظاهر ، المرحلة II (الطور الخطى) ذو النمو السريع والخطى تقريبا ، والمرحلة III (طور التردى) والذي خلاله لا يحدث أى نمو أى أنه يوجد تردى فى الوزن الجاف يعزى إلى التحلل الذاتى (شكل ٤) .



نمو الفطريات في مرزعة : Growth of Fungi in Culture

تنمو الفطريات طبيعيا كمترممات أو متطفلات علي ناتجات الحيوان أو النبات الطبيعية ؛ وهذه هي مواد غاية في التعقيد تعطى عددا غير معروف من المواد الغذائية لنمو الفطر . ومن المستحيل عادة أو علي الأقل من الصعب جدا علي علماء الفطريات دراسة فسيولوجيا الفطريات في بيئاتها الطبيعية ، ومن المقبول تنمية الفطريات في المعمل تحت ظروف العوامل الغذائية والبيئية الممكن التحكم فيها وتكرارها وإعادة زراعتها . وبجانب الفسيولوجي ؛ تحتاج مواضيع أخرى كثيرة من الفطريات إلى تنمية الفطريات وجعلها في متناول اليد في المعمل (مثل التعريف الروتيني للفطريات المعزولة من الطبقات التحتية الطبيعية ، الدراسات الوراثة أو دراسات النمو ، وللتعليم) . ولهذا السبب ، نحتاج في المعمل لخلق ظروف غذائية وفيزيائية تسمح للفطريات بالنمو كما لو كانت «طبيعية» بقدر الإمكان .

وأول إحتياجات الزراعة العملية للفطريات هو إختيار الطبقة التحتية المناسبة . وأبسط هذه المواد هي ما توجد عليها الفطريات في الطبيعة (الروث ، الحبوب ، الخشب ، إلخ) . تعقم هذه المواد وتستخدم مباشرة ، أو يمكن تنمية الفطريات أيضا على الماء الذي نقعت فيه هذه المواد وعقمت (المستخلصات) . والبيئات من هذا الطراز رخيصة جدا وسهلة التحضير وستلائم في الغالب الفطريات التي لا تنمو على بيئات أخرى متخصصة . ومن مساوئ البيئات الطبيعية هي أنها لايمكن مطلقا إعادة تحضيرها بدقة للدراسات الفسيولوجية حيث أنها من تركيب مجهول . وعلى النقيض من ذلك ، تتكون البيئة الصناعية من مواد كيميائية (مثل الجلوكوز ، الأسباراجين ، كبريتات المغنسيوم ، أو البيوتين) حيث أنها معروفة

الفطريات - الجزء الثانى

التركيب والتركيز المراد إستخدامه . والبيئة الصناعية هي فقط طراز البيئة المحددة التى يمكن إعادتها وهي مناسبة للدراسات الفسيولوجية الدقيقة ، ولكن الفطريات - بلا شك - تنمو نموا ضعيفا أولا تنمو مطلقا على مثل هذه البيئات . ومثل هذه الفطريات يمكن أن تنمو جيدا على بيئات نصف صناعية ، حيث تماثل أساسا البيئة الصناعية ولكن تضاف إليها بعض النواتج الطبيعية مثل مستخلص المولت أو نواتج التحليل المائى للخميرة (شكل ٥) . وتمد المواد الطبيعية البيئة بالمواد الغذائية الغير معرفة والتى تشجع نمو الفطر .

Basal semisynthetic medium

Glucose	10 g.
Asparagine	2 g.
KH ₂ PO ₄	1 g.
MgSO ₄ . 7H ₂ O	0.5 g.
Fe ⁺⁺⁺	0.2 mg.
Zn ⁺⁺	0.2 mg.
Mn ⁺⁺	0.1 mg.
Biotin	5 µg.
Thiamine	100 µg.
Distilled water to make	1 liter.
Agar (for solid media)	20 g.

شكل (٥) : بيئة نصف صناعية تلائم نمو أنواع عديدة من الفطريات .

وبيئات النمو النصف صناعية أو الصناعية يمكن أن تستخدم فى الصورة السائلة أو المتصلبة بالآجار . والآجار هو مادة جيلاتينية عديدة التسكر يحضر من الطحالب الحمراء . يخلط الآجار بالمحلول الغذائى ، يسخن لصهر الآجار ، ثم يسمح له بأن يبرد . وعندما يصل التحضير إلى حوالى ٤٥ °م ، يتصلب الآجار إلى جيلى يحتوى على البيئة الغذائية . يوضع التحضير فى دوارق أو أنابيب ثم يعقم بواسطة البخار ، الترشيح ، المعاملة الكيميائية ، أو ، أكثرها شهرة ، بالأوتوكلاف ؛ وهذا يقتل الكائنات الحية الدقيقة الملوثة . تلقح البيئة بعد ذلك بجراثيم أو ميسليوم الفطر .

الإحتياجات الغذائية للنمو :

Nutritional Requierments for Growth

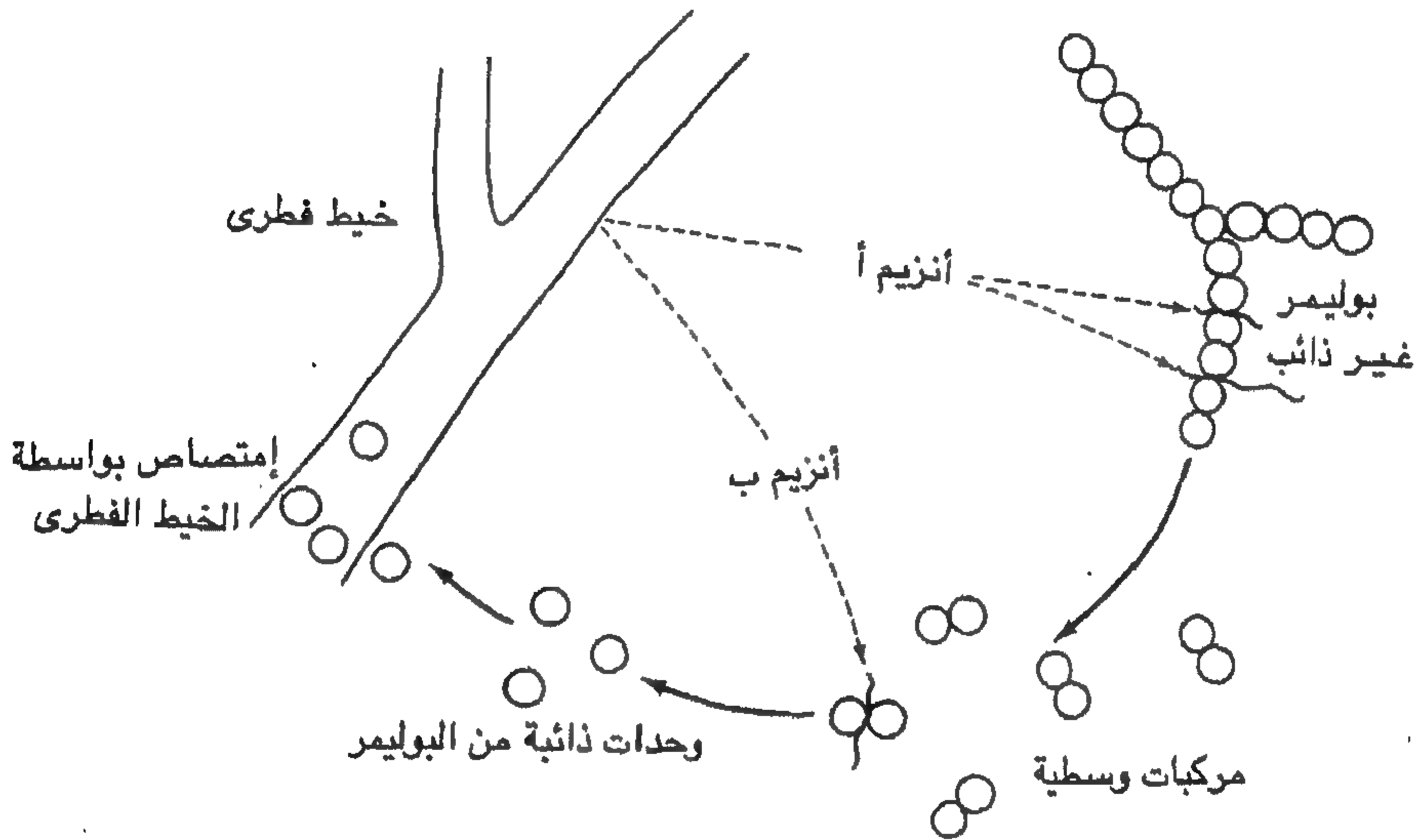
إمتصاص الغذاء : Nutrient Uptake

الإنزيمات الهاضمة : Digestive Enzymes

تكون الفطريات على إتصال مباشرة مع غذائها فى البيئة الطبيعية . والجزئيات الأصغر (مثل السكريات البسيطة والأحماض الأمينية) فى محلول الغشاء المائى المحيط بالهيفات يمكن أن تمتص مباشرة بواسطة الهيفات . أما البوليميرات الأكبر الغير ذائبة مثل السليلوز ، النشا ، والبروتينات فيجب أن تمر بعمليات هضم أولا قبل إمكانية إستخدامها .

والجزئيات الكبيرة جدا لدرجة عدم إمكانية إمتصاصها بالفطر تهاجم بإنزيمات خلوية خارجية . ومثل جميع الإنزيمات الهاضمة ، تتحكم إنزيمات الفطريات الهاضمة فى تفاعلات التحليل المائى التى تجزئ الجزئيات الكبيرة إلى

مكوناتها الأبسط . والإنزيمات الهاضمة عالية التخصص وهي قادرة على التحكم فى التحليل المائى لجزيئات خاصة فقط . أما الهضم الكامل للبوليميرات الكبيرة فهو عملية متدرجة تشترك فيها إنزيمات مختلفة ، حتى تتحرر فى النهاية الجزيئات الصغيرة الذائبة . وهذه الجزيئات الصغيرة هى التى تمتص بواسطة الفطر . وإذا حدث وأمتصت داخل الخلية ، فإن هذه الجزيئات الصغيرة تتأثر مرة أخرى بواسطة الإنزيمات الخلوية الداخلية (شكل ٦) .



شكل (٦) : الهضم والامتصاص بواسطة فطر .

والقابلية لإستهلاك الجزيئات الكبيرة يعتمد لحد بعيد على قابلية الفطر لهضمها ، أى على الإنزيمات التى يمكن للفطر أن يفرزها . والفطريات نموذجيا تمتلك عددا كبيرا من الإنزيمات ولكن ، فى معظم الأحيان ، يظل العديد منها

عاطلا عن العمل حتي يلامس الفطر السطح الذي يمكن للإنزيم المتخصص أن يقوم بدوره . ويحدث نمو الفطر الجيد بالتساوى عى الوسط الذى يحتوى المواد الغذائية سواء المعقدة أو البسيطة . وليست هذه هى الحالة الدائمة على أى حال ، إذ يحتمل أن تكون الإنزيمات اللازمة غير موجودة كلية وفى هذه الحالة لا يستطيع الفطر النمو على وسط يحتوى على طبقة تحتية غير مهضومة .

وفى بعض الحالات ، تتكون إنزيمات تكيفية . ففطر لا يملك الإنزيمات الهاضمة للنشا ، مثلا ؛ ولكنه إذا نقل إلى وسط يحتوى النشا ، فإنه فى النهاية ينتج الإنزيمات اللازمة ويستهلك النشا . فمن المحتمل أن تحدث طفرة فى نواة واحدة من بين الأنوية العديدة باللقاح أو هؤلاء الذين يتكونون أثناء فترة التحضين وتبقى . وتكون ضغوط الانتخاب مثل بقاء تلك الطفرة النووية ونموها إلى أنوية تسمح للآلة الوراثية بإنتاج الإنزيمات التى لم تفرز من قبل .

الإمتصاص : Uptake

جميع الأيونات والجزيئات التى تدخل الخلية الفطرية يجب أن تمر خلال كل من الجدار الخلوى والغشاء البلازمي ، وهو وحدة غشاء يتكون أساسا من الدهن والبروتين . والجدار ذاته مثقب لحد ما ، سامحا بذلك للأيونات والجزيئات بالمرور خلاله . والطبيعة الحقيقية لهذا الثقيب غير معروفة ، ولكنه إفترض أن ثقوبا أو قنوات دقيقة يجب أن توجد (Burnett, 1976). واللاإليكتروليئات فى المحلول يمكن أن تمر خلال الغشاء البلازمي كإستجابة لتدرج التركيز ، إذ تتحرك من التركيز الأعلى إلى المحلول ذو التركيز الأقل . وبنفس النظام تمر الأيونات عبر الغشاء من تركيز المحلول الأعلى إلى الأقل ، ولكن توجد طاقة التوجيه لتعطى فرقا فى

الضغط الكيميائى الكهربائى فضلا عن الفرق فى التركيز . وفى حالات كثيرة ، تتجمع اللاإليكتروليات أو الأيونات بواسطة الخلية ، ولكن هذا التجمع لا يمكن حسابه على أنه تم بواسطة تدرج التركيز . . وعرفت الميكانيكية كإنتقال نشط "active transport" ويحتاج لأن تفقد الخلايا طاقة أيضية لتجمع هذه المواد ويمكن شرح الإنتقال النشط بإفتراض أن نظام حامل "carrier system" يعمل : يوجد بالمحلول مادة خاصة (الحامل) والذى فى قدرته التحرك عبر الغشاء وعندئذ تنفصل عن المحلول الذى يكون بذلك إنتقل من أحد جانبي الغشاء إلى الجانب الآخر ، وبهذه الطريقة يحدث الدخول إلى الخلية . والطاقة الأيضية اللازمة لقيادة النظام الحامل يمكن أن تعطى بواسطة أدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP أو بواسطة التدرج الكيميائى الكهربى .

وقد درس إمتصاص المحاليل بتوسع فى خلايا الخميرة . وغشاء خلايا الخميرة له قانون نفاذية للأيونات ، سامحا للقليل بالدخول أو يترك كاستجابة للتدرج الكيميائى الكهربى . ولهذه فائدة بيئية فإذا إعتبرنا أن البيئة الطبيعية للخميرة هى وسط مخفف فسوف تسحب الأيونات من السيتوبلازم . وفضلا عن ذلك ، فخلية الخميرة كفاءة نقل عالية للأيونات ذات الأهمية الفسيولوجية ، خاصة البوتاسيوم ، المغنسيوم ، والفوسفات . وحجم خلية الخميرة ، مثل الأخرى ذات الجدر الخلوية ، ينظم بواسطة الجدار الخلوى وليس بالتركيز الإسموزى . ولاتوجد حاجة للخلية للتحكم فى التركيز الإسموزى ، وتستطيع خلية الخميرة لهذا السبب من تجميع وتخزين كميات كبيرة من الأيونات . هذه الأيونات المخزنة يمكن إستخدامها فى النمو وإنقسام الخلية عندما يصبح النيتروجين متاحا .

وعن اللاإليكتروليات ، فإن خلية الخميرة تجمع السكريات ، الأحماض

الأمينية ، والنيوكليتيديات عن طريق أجهزة نقل متخصصة وأحماض عضوية بواسطة كل من جهاز نقل متخصص وبواسطة الانتشار الحر .

ولا يوجد عمل تجريبي مكثف عن إمتصاص الاليكتروليات والملا إليكتروليات فى الفطريات الخيطية كما هو فى الخمائر . وفطريات الميكوريزا (الفصل السابع) قد درست بتوسع أكثر من الفطريات الخيطية الأخرى . وعموما فإن النتائج المحتصل عليها من الدراسات على الفطريات الخيطية تتفق مع تلك المتحصل عليها من الخمائر . فمعظم المواد الغذائية تدخل الخلايا الفطرية عن طريق أجهزة إنتقال متخصصة ؛ ويستثنى من ذلك أيونات الأمونيا ويحتمل أيونات النترات ، التى تدخل خلال الإنتشار السلبى . وتؤثر عوامل عديدة على إمتصاص الفطر للمواد المعطاه مثل تركيز أيون الهيدروجين pH ، درجة الحرارة ، المصاحبة الخاصة للإليكتروليات ، أو الظروف الفسيولوجية للفطر (Burnett, 1976) .

ويعرف القليل عن طريقة دخول الماء إلى الخلية الفطرية ، ولكن يفترض أنه يدخل بالاسموزية .

وإذا حدث ودخلت المواد الغذائية والماء إلى الخلية ، فإنها غالبا تنتقل من جانب إلى آخر . ويعتبر هذا الإنتقال هاما بصفة خاصة فى الخيوط الفطرية ، حيث أن النمو عند قممها يجب أن يدعم ، خاصة عند تكوين التراكيب الكبيرة مثل الثمار الجرثومية والأجسام الحجرية . ويعتقد أن لتيارات السيتوبلازمية عموما لها دور فى الإنتقال بين الخلايا . ويختلف معدل التيار السيتوبلازمى كثيرا . فهي قد تكون عالية جدا وتصل إلى ٩٠ سنتيمترا / ساعة (Burrent, 1976) ولكنها تكون عادة بين ٢ إلى ٢٠ سنتيمترا / ساعة . وتحدث التيارات السيتوبلازمية فى جميع

طرز الهيفات ولا تتأثر بوجود أو غياب الثقوب . وهذه التيارات هى أيضا ثنائية الإتجاه .

العناصر الأساسية : Essential Elements

تعتبر بعض العناصر ضرورية لنمو الفطريات ، وإذا نقص عنصرا أساسيا من الوسط أو الطبقة التحتية ، فلن يبقى الفطر أيا كانت العناصر الموجودة الأخرى .

والدراسات الخاصة بتحديد أى العناصر أساسية يجب أن تعتمد على أساسين . الأول ، يجب تحليل الميسليومات والجراثيم لتحديد أى العناصر موجودة . فإذا كانت عناصر مؤكدة (مثل الكربون ، النيتروجين ، أو البوتاسيوم) موجودة باستمرار دون الأخذ فى الاعتبار تركيب البيئة التى نمت عليها الفطر ، فباستطاعتنا الجزم بأن هذه العناصر أساسية لنمو الفطر . الثانى ؛ وهو الطريقة الشائعة الإستخدام ، وهى نتائج دراسات غذائية بإستخدام أوساط صناعية حيث تستبعد العناصر فى الوسط واحدا فى كل مرة . فإذا كان الفطر غير قادر على النمو عند إستبعاد الكبريت ، مثلا ، فإن ذلك يجزم بضرورة الكبريت لهذا الفطر . وتحتاج الدراسات الغذائية إلى مصادر كيميائية خالية من التلوث قدر الإمكان ؛ ولهذا السبب ، يجب أن تكون المواد الكيميائية غاية فى النقاء، والماء يجب أن يكون مقطرا فى أوان زجاجية ، والأوانى الزجاجية المستخدمة يجب أن تكون خالية من المواد الكيميائية ويفضل أن تكون من الكوارتز ، والآجار إما يجب ألا يستخدم أو يجب أن ينقى بدرجة عالية (يحتوى الآجار طبيعيا على عديد من آثار العناصر والفيتامينات التى تعطى تأثيرا إيجابيا على نمو الفطريات) .

العناصر الكبرى الأساسية : Essential Macroelements

يتكون ميسليوم الفطر تقريبا من العناصر الغير معدنية ، الكربون ، النيتروجين ، الهيدروجين ، الأوكسجين ، الكبريت ، والفوسفور ، ومن العناصر المعدنية ، البوتاسيوم ، والمغنسيوم . وهذه هي العناصر الكبرى التى تحتاج إليها الفطريات بكميات كبيرة نسبيا . ويستخدم الكربون ، النيتروجين ، الهيدروجين ، والأوكسجين فى تكوين الجدر الفطرية وتأخذ كل هذه العناصر دورا وظيفيا فى عمليات التحول الغذائى الدائمة فى البرتوبلازم . ويحصل على الهيدروجين من الماء أو عندما يتم التحول الغذائى للمركبات العضوية . ويحصل على الأوكسجين من الجو أثناء التنفس (الفصل الثانى) . وسوف نركز إهتمامنا على الكربون ، النيتروجين ، والعناصر الكبرى الأخرى .

الكربون Carbon : حوالى نصف الوزن الجاف لخلايا الفطر يتكون من الكربون ، مما يدل على أهمية دورات المركبات الكربونية داخل الخلية . وتستخدم المركبات العضوية كمواد هيكلية كما تمد الخلية بالطاقة أيضا عند الأكسدة . ويحتاج الفطر إلى الكربون بكميات أعظم من أى عنصر أساسى آخر ، فالتغذية الكربونية تحتل نصف الأهمية للفطر .

ويستخدم الفطر موادا عضوية مختلفة أو ثانى أكسيد الكربون كمصدر للكربون . وحتى ثانى أكسيد الكربون الجوى يمكن إستهلاكه بواسطة بعض الفطريات ولكنه لايمد الفطر بكفايته ليعتبر مصدرا وحيدا للكربون . وتتضمن المواد العضوية التى تستخدم بالفطريات الكربوهيدرات (أحادية - ثنائية - قليلة - ، وعديدة التسكر) والأحماض العضوية . وتعتبر الكربوهيدرات أكثر مصادر الكربون أهمية . وتختلف الفطريات كثيرا فى قابليتها لإستخدام مختلف

مصادر الكربون ، وتتغير قابليتها لإستهلاك مصدر كربونى معين بحسب المواد الغذائية الموجودة أو بالظروف البيئية الأخرى مثل تركيز أيون الهيدروجين pH . وإذا تم إمداد أحد الفطريات بخليط من مصادر الكربون ، فإنه أحيانا يستخدم أحدها مفضلا إياه على الأخرى الموجودة . وأيضا خليط مصادر الكربون قد يلائم النمو أكثر من مصدر فردى للكربون (مثل مرافقة الجالاكتوز والجلوكوز يعطيان نمو أكثر من إستعمال أى منهما منفردا) (Burnett, 1976) .

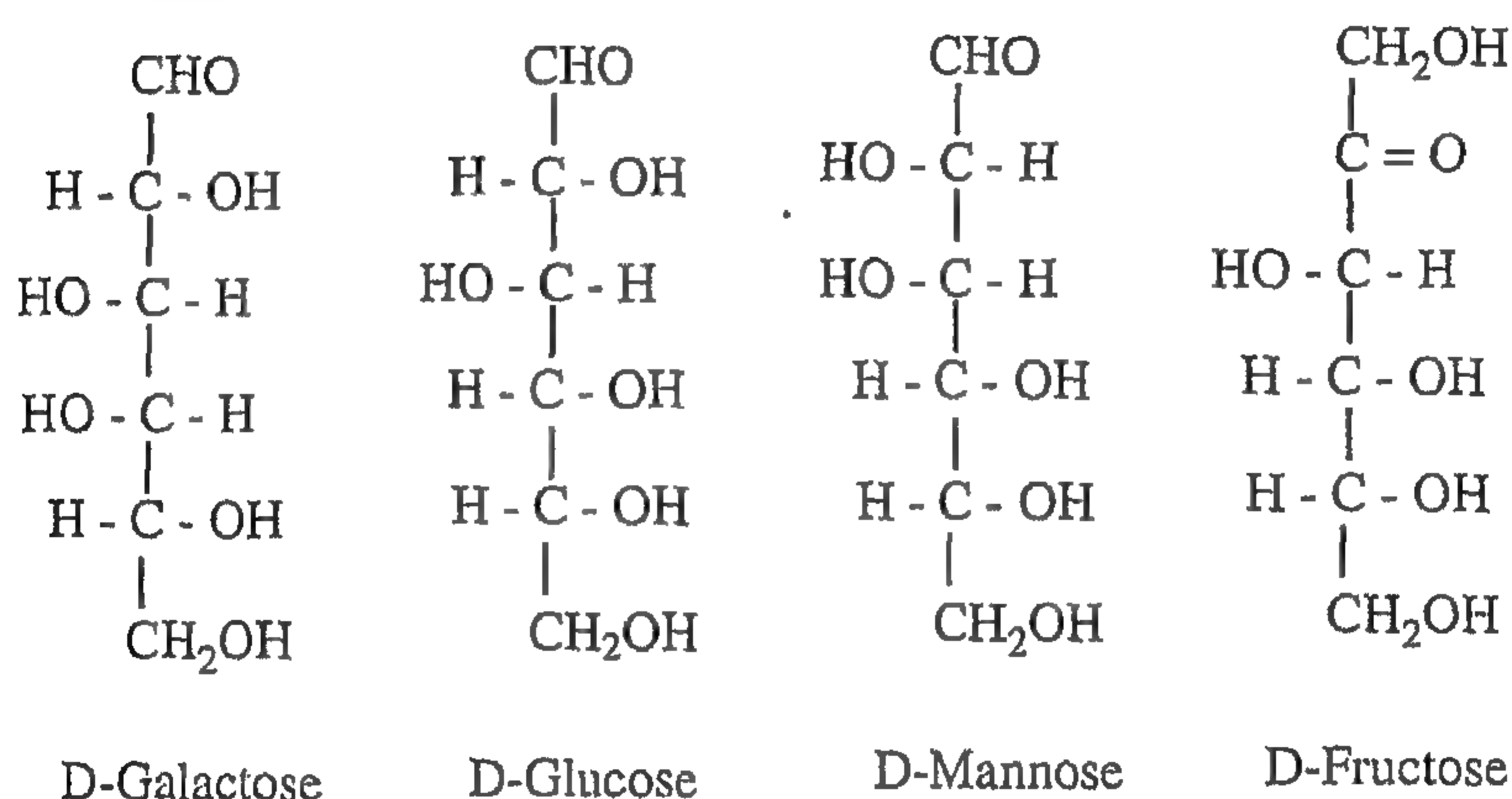
الكربوهيدرات : Carbohydrates

السكريات الأحادية ومشتقاتها : Monosachrides and Their Derivatives

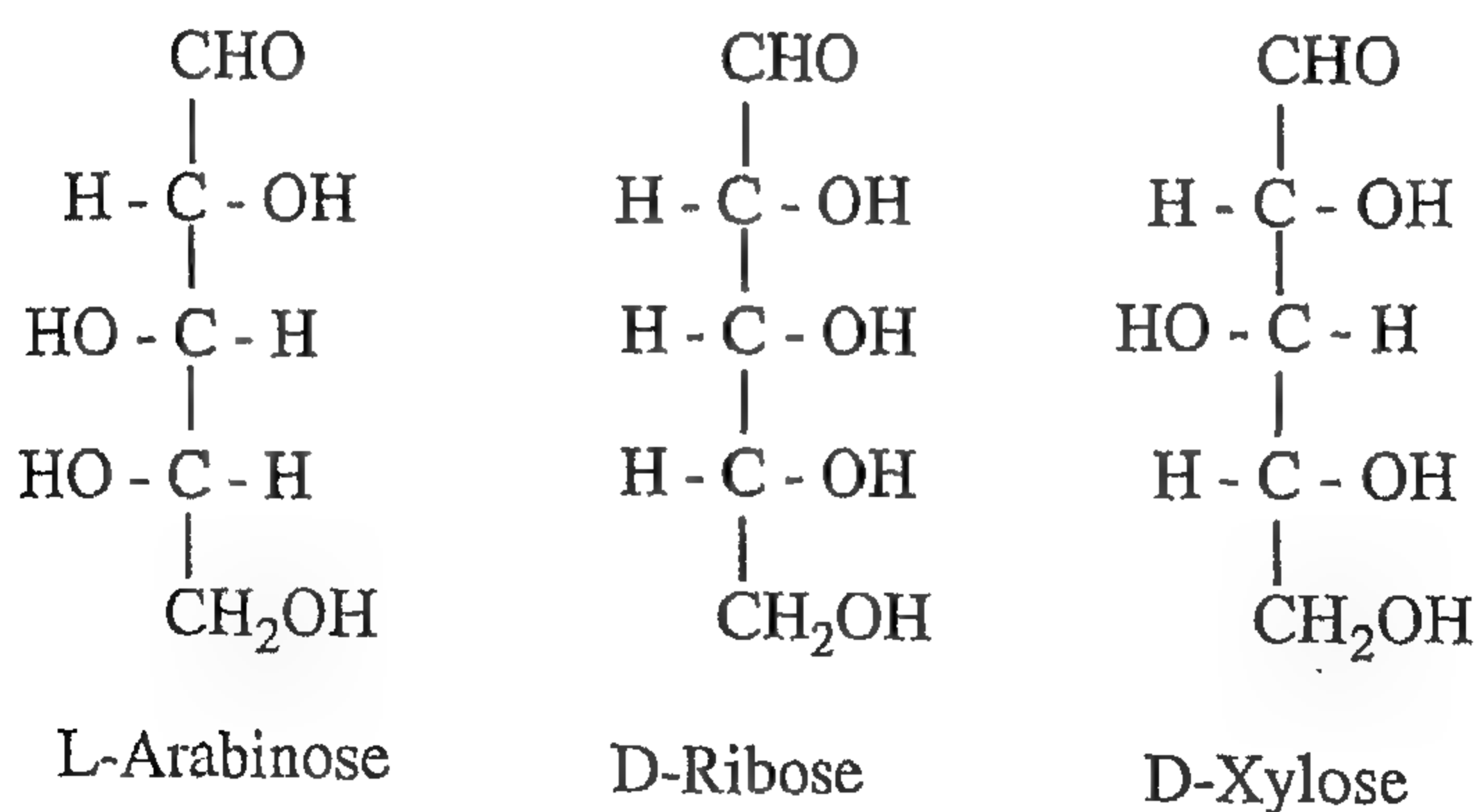
السكر الأحادى هو سكر بسيط قد يملك خمس ذرات كربون (البنطوزات) أو ست ذرات كربون (الهكسوزات) . وبكل جزئ سكر يوجد ألدهيد واحد (CHO -) ومجموعة كيتون ($\text{CO} =$) . وهذه المجاميع يمكن أن تختزل لتكون المشتق الكحولى للسكر أو تتأكسد لتعطى المشتق الحمضى للسكر . وتختلف السكريات فى التركيب البنائى للجزئ ؛ فتتكون السلاسل من الشكل اليميني D واليسارى L والتي تختلف فى وضع مجموعة الهيدروكسيل قرب مجموعة الألدهيد وبعض الأشكال D ، L تحدث طبيعيا فقط .

والسكر الذى يلائم نمو معظم الفطريات هو الجلوكوز اليميني D-glucose ، وهو سكر سداسى يحدث طبيعيا (شكل ٧) . وكثير من الفطريات يمكنها أن تعطى نمو جيدا على الفراككتوز اليميني والمانوز اليميني كما الجلوكوز اليميني (إستثناءات هذه القاعدة العامة وجدت بين الكيتريدليات ، البلاستوكلاديات ، والسابروليجنليات) . ويستخدم الجالاكتوز اليميني بواسطة الغالبية العظمى من الفطريات ، ولكن القليل منها ينمو جيدا على الجالاكتوز كما على الجلوكوز .

والفطريات التي لا تنمو في البداية على فراكتوز يميني - D ، أو جالاكتوز -D يمكنها أن تبدأ في النمو بعد فترة من الزمن ويرجع ذلك إلى تكوين الإنزيم التكيفي . ورغم أن سكرًا غير الجلوكوز قد يعطى نمواً أكثر لفطر ما ، فإنه يبدو أن التركيب البنائي المشابه كثيراً لتركيب الجلوكوز ، تستخدمه أغلب الفطريات . وربما يرجع ذلك لأن قابلية الفطر لإستخدام سكرًا خاصًا يعتمد على مدى سهولة تحوله إلى مشتقات فوسفورية من الجلوكوز والتي تدخل في مسارات التنفس .



شكل (٧) : الهكسوزات التي تحدث طبيعياً وتستخدم على نطاق واسع بالفطريات .



شكل (٨) : البنتوزات التي تحدث طبيعياً وتستخدم على نطاق واسع بالفطريات .

ومن البتنوزات التي تحدث طبيعياً ، زيلوز يمينى D - Xylose (شكل ٨) وهو يلائم نمو أعدادا كبيرة من الفطريات . ونمو فطر بعينه على زيلوز - D يمكن أن يساوى أو يكون أفضل من نمو أعداد كبيرة من الفطريات . ونمو فطر بعينه على زيلوز - D يمكن أن يساوى أو يكون أفضل من نموه على جلوكوز - D ، رغم أن بعض الفطريات لا تنمو مطلقاً على زيلوز - D وقد يلائم الأرابينوز اليسارى - L Arabinose بقوة نمو بعض الفطريات ، ولكن كمية النمو تكون عادة أقل منها على جلوكوز - D أو زيلوز - D . والبتنوزات الأخرى يمكن إستهلاكها ببعض الفطريات ولكنها تعتبر مصدراً فقيراً للكربون .

والعديد من الكحولات السكرية ، مثل سوربيتول ، جليسيرول ، مانيتول ، تحدث في الطبيعة . هذه الكحولات السكرية يمكن أن تستهلك بواسطة الفطريات كمصدر كربونى ، ولكنها عادة تكون أقل ملائمة من السكريات البسيطة المكونة لها . ويستثنى من ذلك المانيتول ، المشتق من إختزال فراكتوز - D أو مانوز - D ، والذي قد يعطى نموًا يكافئ ذلك المتحصل عليه من التنمية على الجلوكوز لبعض الفطريات . وعلى أى حال ، فكثير من الفطريات ذات النطاق الواسع من الطبقات التحتية سوف لا تنمو جيداً على المانيتول .

والأحماض المشتقة من السكريات البسيطة والجليكوسيدات قد تصلح كمصدر كربون لفطريات معينة ، ولكن النتائج عن ذلك نادرة فليس من الممكن التعميم حول امكانية استهلاك هذه المركبات بواسطة الفطريات .

السكريات الثنائية والسكريات العديدة :

Disaccharides and Polysaccharides

السكريات البسيطة أو مشتقاتها يمكن أن تشترك لتكون سلاسل بوليميرات معقدة . وقد يشترك في ذلك وحدات إما تشبه أولا تشبه وحدات السكر الأحادي (المونوميرات) . وتكرر وحدات نفس السكر تعطى طرازين من البوليمرات والتي تختلف فقط في تركيبها البنائي (ألفا أو بيتا) لرابطة الجليوكوسيد . وإذا كان البوليمر يتركب من وحدتين أحاديتين فقط ، فإنه يكون سكرا ثنائيا ؛ أما البوليميرات الأطوال فهي عديدات التسكر .

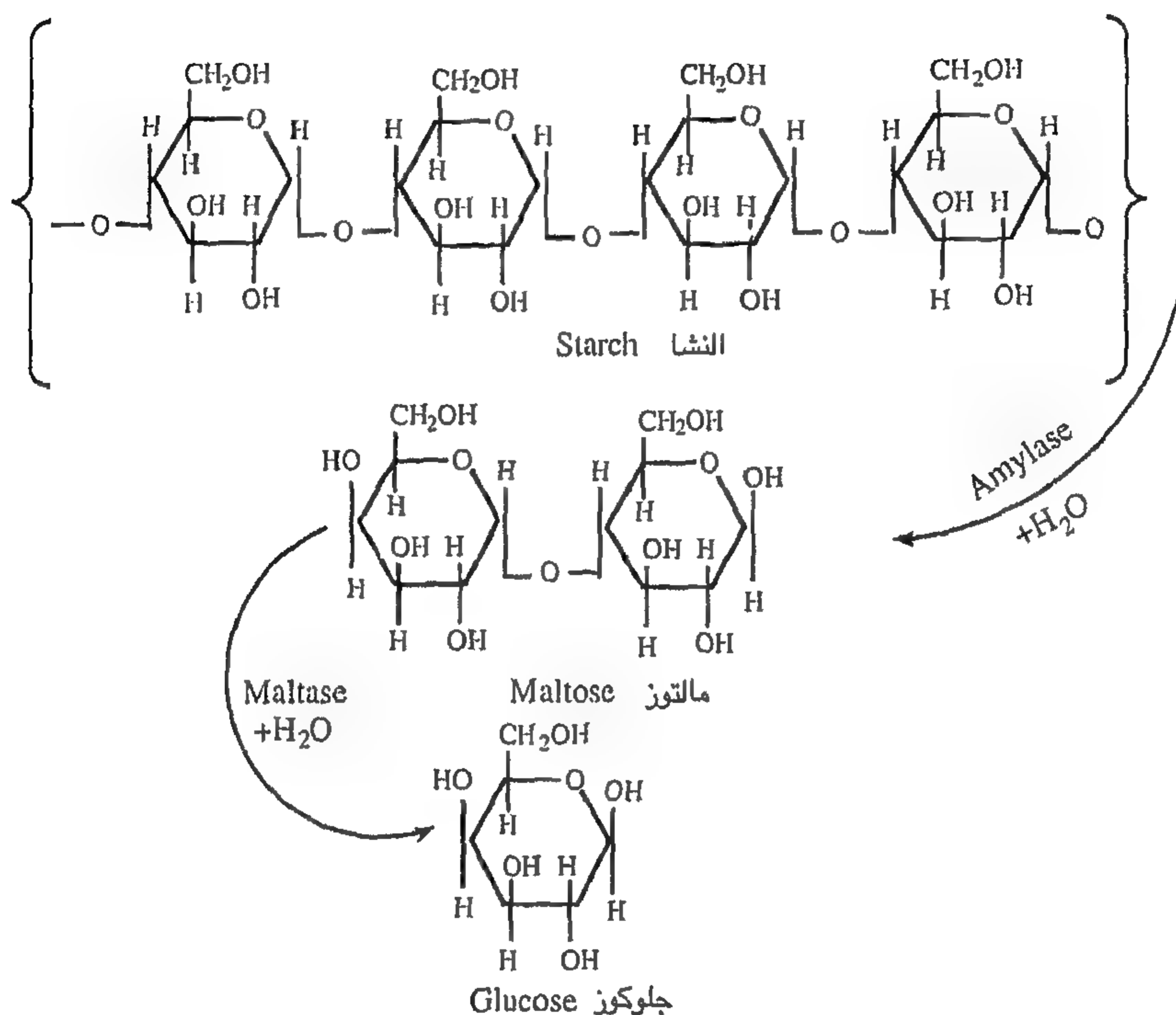
وكل من السكريات الثنائية والعديدة تعتبر مصادر كربون هامة في الطبيعة . والسكريات العديدة ذات الوزن الجزيئي العالى تكون الكم الأكبر من الكربوهيدرات المنتجة بواسطة الحيوانات والنباتات . والسكريات الثنائية تنتج بكثرة كما أنها أيضا تتحرر من السكريات العديدة بعد تكسرها . ولأجل إستهلاك السكريات الثنائية أو العديدة ، يجب أن تفرز الفطريات إنزيمات هضم خارجية والتي ستقوم بتكسير الروابط الجليكوسيدية بين المونوميرات . وبعد تحرر السكريات أو مشتقاتها عن طريق الهضم ، يمكن للفطر عادة أن يمتص ويستهلك السكر البسيط بنفس الطريقة التي يستهلك بها السكر البسيط حر الحدوث . ويجب ملاحظة أن قابلية الفطر لاستهلاك هذه المركبات الكبيرة يتوقف على قابليتها (١) لهضمها ، (٢) لإمتصاص سكرياتها البسيطة المكونة لها . وعادة يعزى عدم قابلية إستهلاك المركبات المعقدة إلى الفشل في تحليلها المائى وليس لعدم القابلية لإمتصاص السكريات البسيطة . والفطر القادر على تحليل المعقد المعطى يكون عادة قادرا لأن ينمو على أى من سكرياته المكونة إذا أعطيت

فى صورتها البسيطة (أى فطر يمكنه النمو على أحد بوليمرات الجلوكوز يمكن أن ينمو على الجلوكوز الحر) .

ومن أكثر السكريات الثنائية شائعة الحدوث هو المالتوز ، السيلوبايوز ، اللاكتوز ، والسكروز . والمالتوز هو أحد ناتجات التحليل المائى للنشا ويتكون من جزيئين جلوكوز يرتبطان بواسطة رابطة ألفا جليكوسيدية . والسيلوبايوز ، مثل المالتوز ، يتكون أيضا من جزيئين جلوكوز ولكنه يختلف فى كونه يمتلك رابطة بيتا جليكوسيدية . والسيلوبايوز هو أحد ناتجات التحليل المائى للسليولوز . واللاكتوز ، هو أحد مركبات اللبن ، ويتكون من الجلوكوز وجزيء من الجالاكتوز . والسكروز ، الذى يتكون فى النباتات ، يحتوى جزيئا من الجلوكوز وجزيئا من الفركتوز ، هذه السكريات الثنائية تهضم إلى مكوناتها الجزيئية بانزيمات المالتيز ، السيلوباييز ، اللاكتيز ، والسكريز على التوالى . والمالتوز والسيلوبايوز قابلة للإستهلاك كثيرا بالفطريات ؛ والأقل من الفطريات تستخدم السكروز ، وحتى الأقل من ذلك تستخدم اللاكتوز .

وتعتبر السكريات العديدة متاحة جدا فى الطبيعة وتتضمن البنتوزانات (معقدات من البنتوز) ؛ الجليكوجين ، النشا ، والسليولوز (وكل هذه المعقدات من الجلوكوز -D ولكنها تختلف فى درجة تفرعها أو فى شكل الرابطة الجليكوسيدية) ؛ البكتين (وهو معقد من حمض الجالاكتورنيك -D وهو حمض مشتق من جالاكتوز -D) ؛ والهيميسليولوزات ، اللجنينات ، والصموغ (وجميعها مركبات معقدة غير مفهومة جيدا) . كل هذه السكريات العديدة تستهلك بواسطة بعض الفطريات على الأقل . والنشا والسليولوز يستهلكان باتساع كمصادر كربون بواسطة الفطريات . وتحطيم النشا ، (وهو ناتج تخزينى فى النبات) يشاهد فى

الرسم التخطيطي (شكل ٩) . أما هضم السليلوز ، الهيميسليلوز ، واللجنينات ودور ذلك في الطبيعة فيناقش بصورة كاملة في الفصل الخامس .



شكل (٩) : هضم النشا .

الأحماض العضوية : Organic Acids : يحتوى الحمض العضوى على واحد أو أكثر من مجاميع الكربوكسيل . وتتضمن الأحماض العضوية تلك أحادية المجموعة الكربوكسيلية (الأحماض الدهنية التى تكون دهنا عند استررتها بالجليسرول) ، الأحماض ثنائية المجموعة الكربوكسيلية (الأحماض رباعية الكربون فى دورة حمض الستريك) ، وكلا من الأحماض الأمينية أحادية وثنائية

المجموعة الكربوكسيلية والتي يمكن أن تتحد لتكون البروتين . ويمكن أن تشتق كل من الأحماض الدهنية والأحماض الأمينية من الجزيئات الأكبر بالهضم . وتنتج غالبية الفطريات تقريبا إنزيم الليباز ، الذى يحلل الدهون لاطلاق الأحماض الدهنية . وبنفس الطريقة ، يمكن أن يتم تحليل للببتونات لتنتج أحماضها الأمينية المكونة لها .

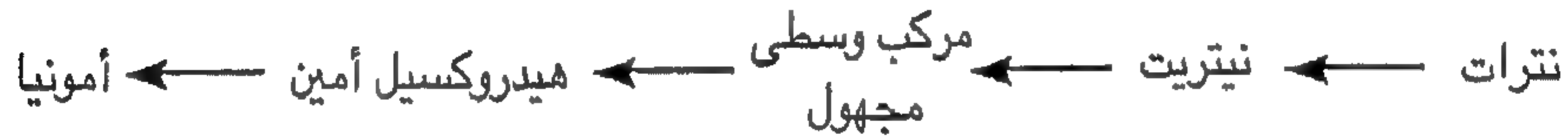
والأحماض العضوية يمكن أن تخدم كمصدر فردي للكربون لبعض الفطريات ، ولكن الفطريات عموما تنمو نموا ضعيفا أولا تنمو مطلقا عليها . وعلى الجانب الآخر من عدم المقدرة الكامنة لمعظم الخلايا لتمثيل الأحماض العضوية ، فإن عدم القابلية العامة لهذه الأحماض قد تكون جزئيا نتيجة لعدم نفاذية الخلايا لها ولاستمرارها للتداخل مع النمو بزيادة تركيز أيون الهيدروجين فى وسط المزرعة إذا إستخدمت فى الصورة الغذائية (Cochrane, 1958) .

النيتروجين Nitrogen : يعتبر النيتروجين مطلوبا لجميع الكائنات لتخليق الأحماض الأمينية ثم البروتينات منها ، والمطلوبة لبناء البروتوبلازم . وبدون البروتين ، لا يمكن أن يحدث النمو . والنيتروجين أيضا هو أحد مركبات الأحماض النووية وبعض الفيتامينات .

والفطريات يمكنها إستخدام النيتروجين غير العضوى فى صورة نترات ، نيتريت ، أو أمونيا أو النيتروجين العضوى فى صورة أحماض أمينية . ومما يدعو للتساؤل ، هل يحدث تثبيت للنيتروجين الجوى فى الفطريات ، كما هو معروف جيدا بين البكتريا ؟ . لا تستخدم جميع الفطريات مصادر النيتروجين بسهولة متساوية ، وقد يكون لفطر حاجة لنيتروجين فى شكل معين .

النترات Nitrates : تستهلك فطريات عديدة النترات كشكل للنيتروجين ، ولكن عدم قدرة إستخدام النترات شائع بين البلاستوكلاديات ، السابروليجنيلات ، الخمائر ، والفطريات البازيدية الراقية . ويمكن أن يضاف أيون النترات إلى البيئة في صورة نترات أمونيوم ، نترات بوتاسيوم ، نترات صوديوم ، أو نترات كالسيوم (Cochrane, 1958) .

وأيون النترات ، الذى يمتص عن طريق النقل الإيجابى ، يجب أن يختزل إلى مستوى أكسدة الأمونيا (NH_3) قبل إمكانية تمثيل النيتروجين فى مركبات عضوية . وعموما ، يمكن تلخيص خطوات الإختزال كالتالى :

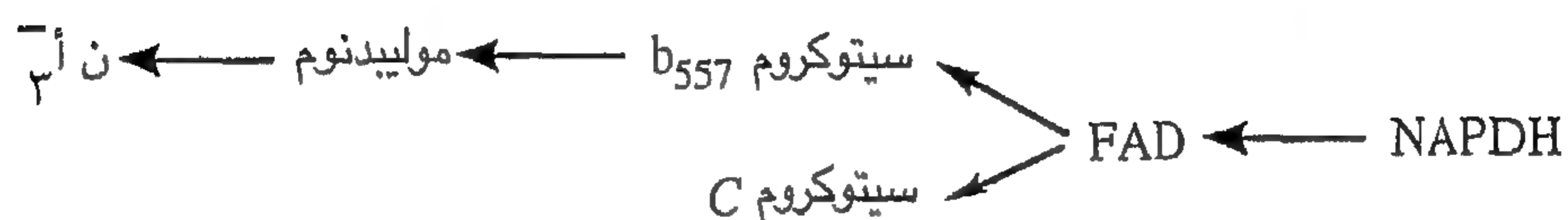


حالات الأكسدة :

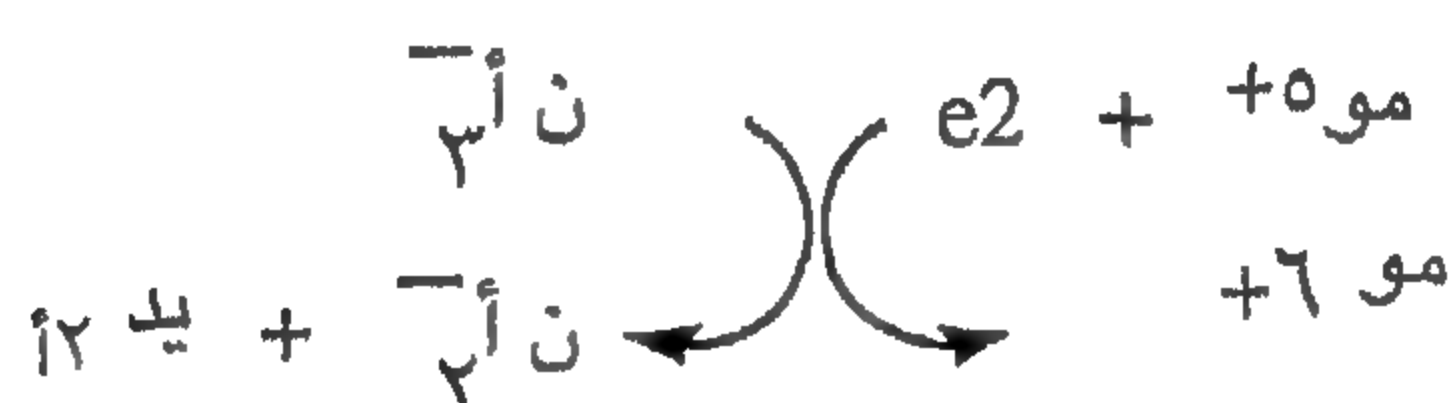


وتشمل أول خطوة من مراحل الإختزال إختزال أيون النترات (NO_3^-) إلى أيون النترت (NO_2^-) : ويتم ذلك بيئيا بواسطة إنزيم إختزال النترات ، وإنزيم إختزال النترات المتحصل عليه من فطر *Neurospora* قد درس بتكثيف (Garrett and Amy, 1969) . وهو إنزيم معقد يحتوى بنسب بسيطة على الهيم (سيتوكروم b_{557}) ، مجموعة (مجموعات) سلفهيدريل ، FAD (فلائين أدينين ثنائى النيوكلييتيد) ، والموليبدنوم (Garrett and Nason, 1969) . وعندما يحدث إختزال النترات ، يشارك إنزيم موييتيز فى الإنتقال التتابعى للإلكترونات . ويبدأ التتابع عندما يخدم NADPH (نيكوتين أميد أدينين فوسفات ثنائى النيوكلييتيد المختزل) كمعطى للإلكترونات ، تقوم الـ FAD ، الهيم (سيتوكروم b_{557}) ، والموليبدنوم فى

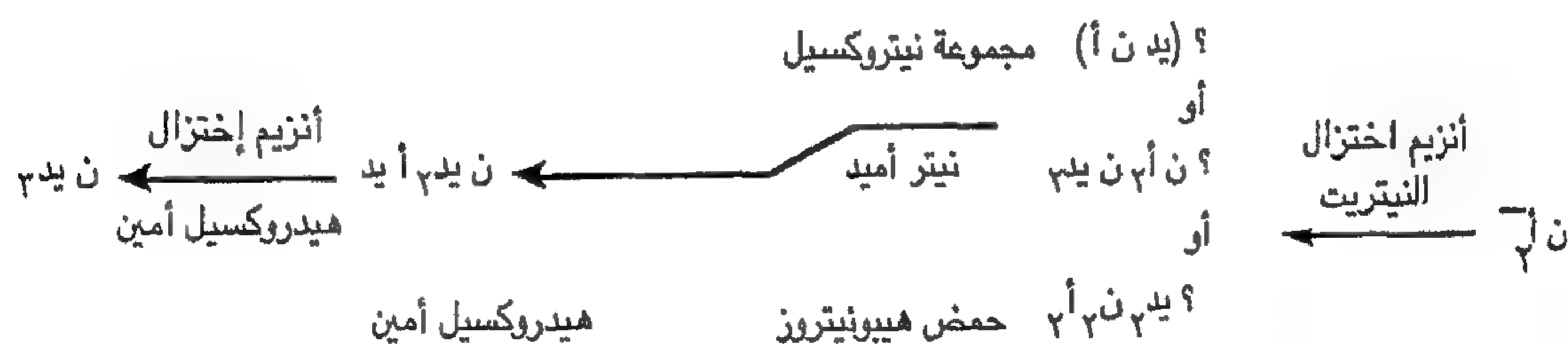
الإنزيم بوظيفة حوامل متتابعة ، وفى النهاية ، يستقبل أيون النترات الكترولونات ويختزل إلى نيتريت . وتكون خطوات العملية بمصاحبة وثيقة للسيتوكروم C ، الذى يجب أن يستقبل جزءاً من الإليكترونات . ويمكن تلخيص إنسياب الإليكترونات فى *Neurospora* كالتالى (Garrett : and Nason, 1969) .



والجزء الأخير من التخطيط العلوى يبلغ أقصى مداه بإختزال النترات كالتى :



وتتابع إختزال أيون النيتريت (ن $\bar{\text{أ}}_3$) إلى الأمونيا لم يفهم جيداً ، ولم يعرف ما إذا كانت المركبات الوسيطة جميعها غير عضوية أو عضوية جزئياً . وإذا افترض أن المسار غير عضوى كلية ، وأنه يحدث تغير اليكترونين فى كل خطوة ، يكون من الممكن إقراح التالى (Takahashi, Nason and : 1962 , Nason , 1958) :



وحقيقة حالة الأكسدة الوسيطة + ١ غير معروفة ، وهى قد تكون إما مركباً

غير عضوى أو عضوى . وإنزيم إختزال النيتريت ، الذى يختزل النيتريت ، وأنزيم إختزال الهيدروكسيل أمين ، الذى يختزل أمين الهيدروكسيل ، قد اكتشفا فى مستخلصات فطر *Neurospora* . وكلاهما إنزيم نيوكليوتيدة البيريدين مرتبطا مع معدن غير معروف . ومثل إنزيم إختزال النترات ، يملك إنزيم إختزال النيتريت مشاركات داخلية (Garrett and Amy, 1978) .

وبصفة عامة ، أى فطر يستطيع إختزال وتمثيل أيون النترات يمكنه أن يستهلك أى شكل من النيتروجين ذو مستوى أكسدة يكافئ لذلك الموجود فى الأمونيا (مثل أيون الأمونيوم أو النيتروجين العضوى) . وعلى أى حال ، توجد بعض الفطريات التى تستبعد استهلاك النترات .

النيتريتات : Nitrites : يمكن أن تخدم النيتريتات كمصدر فردى للنيتروجين لبعض الفطريات ، وبعض الفطريات النتراتية يمكنها استهلاك النيتريت . وعادة تكون النيتريتات سامة لمعظم أنواع الفطريات ، خاصة إذا تجمعت فى البيئة ولا يمكن أن تستغل لإمداد الإحتياجات من النيتروجين . ولهذا السبب ، لاتستخدم النيتريتات فى تحضير البيئات المعملية الروتينية .

الأمونيوم Ammonium : فطريات عديدة تكون غير قادرة على إستهلاك النيتريتات كمصدر للنيتروجين ولكنها تحتاج إلى شكل أكثر إختزالا من النيتروجين ، وذلك لأنها من المحتمل لا تستطيع إختزال أيون النترات . وهذه الفطريات تستخدم النيتروجين فى صورة أيون الأمونيوم أو فى صورة النيتروجين العضوى ، الذى له نفس مستوى الأكسدة كأيون الأمونيوم . ويمكن أن يضاف أيون الأمونيوم كملح أمونيوم . وتتكافأ أيونات الأمونيوم لمختلف الأملاح

فسيولوجيا ، ولكن الأيونات ليست متكافئة . ولا تسبب أيونات الأمونيوم فى الأملاح العضوية هبوطا فى تركيز أيون الهيدروجين فى البيئة بسبب القدرة التنظيمية للأيون العضوى . وإذا أضيفت نترات الأمونيوم إلى البيئة ، فإن تفضيل إستهلاك أيون الأمونيوم يسبب نقصا فى تركيز أيون الهيدروجين بالبيئة ، ربما إلى النقطة التى تحدد النمو . وعند إضافة نترات الأمونيوم إلى البيئة ، فإن تفضيل إستهلاك أيون الأمونيوم يكون القاعدة ، رغم وجود أيون النترات . وغالبا لن يستهلك أيون النترات حتى ينتهى إستهلاك أيون الأمونيوم . وهذا الإستهلاك التفضيلى هو من المحتمل نتيجة إنخفاض التغذية الرجعية ، حيث أن المنتج النهائى يخفض نشاط الإنزيم (الإنزيمات) المنتجة لها . فالأمونيا سوف تخفض نشاط إنزيم إختزال النترات ، وبهذه الطريقة تقلل تحول النترات إلى نترات . ومن المحتمل أن الإستهلاك التفضيلى للأمونيا عن النترات له بعض الفوائد البيئية لفطريات التربة . وفى التربة ، يوجد كلا النترات والأمونيا سويا عادة ، ولكنها تحتاج فقد طاقة أقل بواسطة الفطر لإستخدام الصورة المختزلة من النيتروجين .

النيتروجين العضوى Organic Nitrogen : تستهلك جميع الفطريات النيتروجين المعطى لها فى الصورة العضوية ، بالرغم من أن عددا بسيطا نسبيا فقط هو الذى يجب أن يحصل على النيتروجين فى هذه الصورة . وتتضمن الفطريات التى تحتاج إلى الأحماض الأمينية بعض من الفطريات البيضية ، *Leptomitius lacteuc* , *Apodachlya brachiynema* ، وأنواع من *Blastocladia* . والفطريات كمجموعة تحلل بنشاط البروتينات فى الطبيعة إلى أحماضها الأمينية المكونة ، والتى يمكن أن تمثل غذائيا . وفى المزرعة ، يجب أن

يمد النيتروجين العضوى فى صورة حمض أمينى ، ببتيدات ، أو ببتونات ، والشكلين الأخيرين ينتجان أحماضا أمينية خلال التحلل المائى . ويختلف نوع الفطر كثيرا من هذه الناحية كإستجابة لمختلف الأحماض الأمينية ويستخدم بعضها بسهولة كبيرة عن الأخرى . ورغم أن إستجابة الأنواع المختلفة لأى حمض أمينى فردى تختلف بإتساع ، فإن الأسباراجين فى معظم الأحيان يعطى نموا جيدا . وهذا النمو الجيد يحصل عليه عموما مع الجليسين ، حمض الجلوتاميك ، وحمض الأسبارتيك أيضا . وذلك الحمض الأمينى الذى غالبا ما يعطى نموا ضعيفا هو الليوسين . ويكون النمو عادة أفضل مع خليط من الأحماض الأمينية عنه مع حمض واحد .

الكبريت Sulfur : تحتاج الفطريات إلى الكبريت ، الذى يضاف عادة إلى البيئة فى صورة أيون الكبريتات كـ SO_4^{2-} (عادة فى صورة كبريتات مغنسيوم) . تختزل الفطريات أيون الكبريتات بميكانيكية غير معروفة وتحتاج عملية الأيض مركبات كبريتية من الكبريت المختزل . والمركبات الكبريتية الموجودة فى الفطريات تشمل الأحماض الأمينية (سستين ، سستايين ، ومثيونين) ، جلوتاثيون ثلاثى الببتيد ، الثييتامينات (ثيامين وبيوتين) ، المضادات الحيوية (بنسلين وجليوتوكسين) ، ومركبات أخرى مشابهة .

وبعض الفطريات لا تكون قادرة على إختزال أيون الكبريتات وتحتاج إلى كبريت مختزل وتشمل هذه الفطريات أفرادا عديدة من السابر ولجنالات ، جميع أفراد البلاستوكلاديات ، وبعض الطفرات المستحثة من الفطريات الراقية . وبعض الفطريات لها القدرة على إستهلاك الكبريت العضوى رغم أنها لا تحتاج إليه . والكبريت المختزل يمكن أن يضاف فى صورة سستايين ، سستين ،

جلوتاثيون ، ومثيونين ، رغم أن الفطر قد يستهلك أحدها بشكل أفضل من الأخرى .

الفوسفور، البوتاسيوم، المغنسيوم phosphorus, potassium, magnesium : إن حوالى ٠.٠١ ر. إلى ٠.٠٤ ر. تركيز مولى من الفوسفور ، البوتاسيوم ، والمغنسيوم تعتبر كافية لتدعيم النمو الطبيعى للفطر . وتستخدم الصورة الغير عضوية . ويرتبط التحول الغذائى للفوسفور بالتنفس وأيض الكربوهيدرات ، والتركيز العالى للفوسفور فى البيئة يزيد من إستهلاك الكربوهيدرات . ويدخل المغنسيوم فى تنشيط النظم الإنزيمية ، خاصة تلك المستخدمة فى التنفس الهوائى واللاهوائى . ورغم أن الفطريات لاتنمو فى غياب البوتاسيوم ، فإن دوره فى الخلية ليس معروفاً .

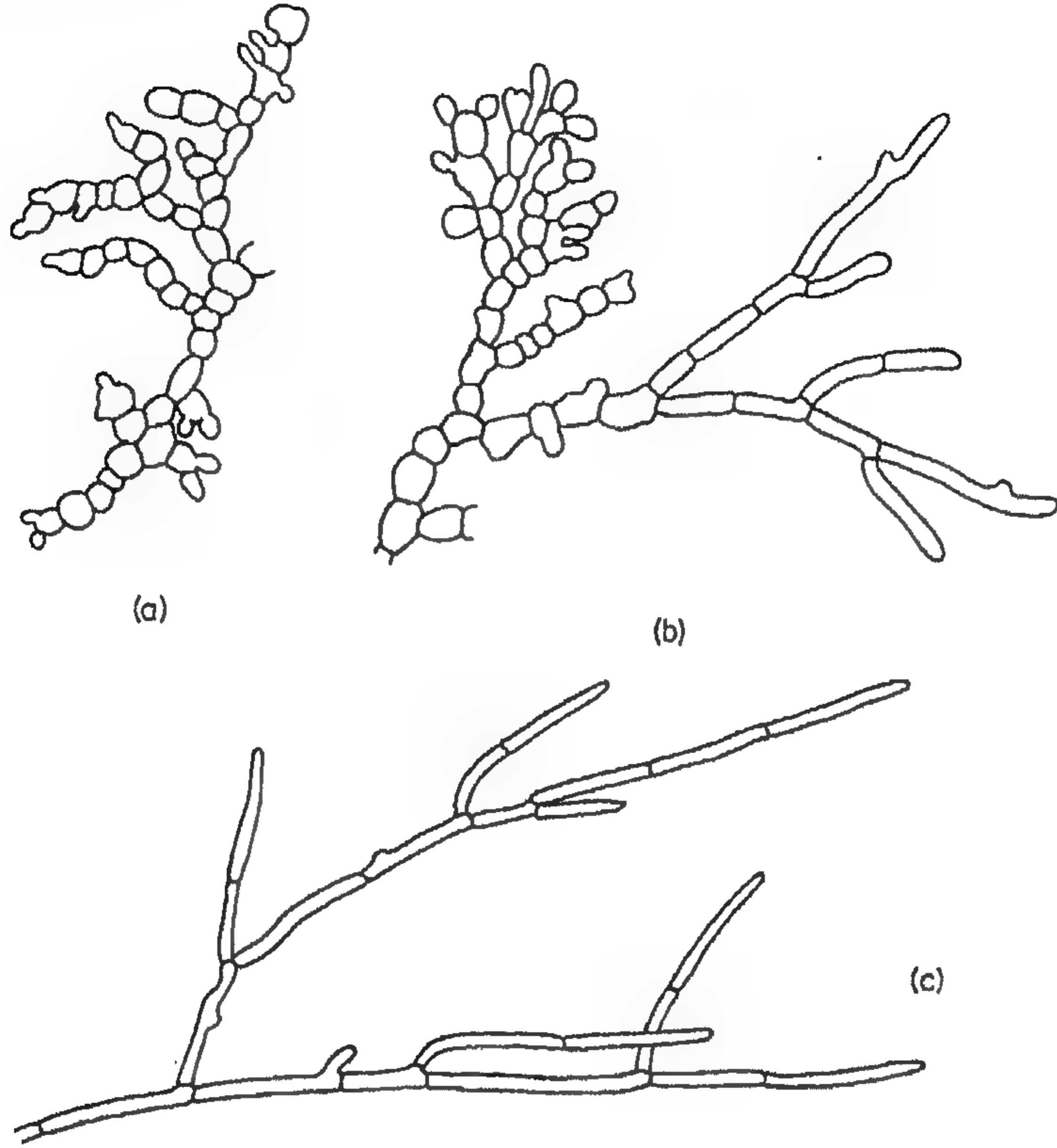
العناصر الصغرى الضرورية : Essential Microelements

العناصر المعدنية التى تحتاج الفطريات إلى آثار منها هى الحديد ، الزنك ، النحاس ، المنجنيز ، الموليبدنوم ، وإما الكالسيوم أو السترونشيوم . وقد تحتاج بعض الفطريات لأحد العناصر الصغرى ولا تشاركها الفطريات الأخرى فى ذلك . فيحتاج الفطر *Aspergillus niger* - على سبيل المثال - إلى الجاليوم (Steinbery, 1938) ، سكانديوم (إذا إستخدم الجليسرول كمصدر كربونى) (Steinbery, 1939) بينما تحتاج الفطريات الأخرى للكوبالت . والبورون ، أحد العناصر الصغرى الضرورية للنباتات الخضراء، يحتاج إليه بكميات متناهية فى الصغر للفطريات .

وتحتاج الفطريات إلى العناصر الصغرى عادة بتركيزات تتراوح بين ٠.٠٠٠١ ر. ، ٥ ر. جزء فى المليون (ppm) . فيحتاج إلى الموليبدنوم بكميات ضئيلة

جدا لدرجة صعوبة تقدير الكمية الفعلية المطلوبة ، ويتراوح هذا التقدير بين ٠.١ ، ١٠ جزء في البليون (ppb) . وإذا إستخدمت العناصر الصغرى بكميات زائدة كثيرا عن المطلوب فإنها تكون سامة عموما . وعند تحضير البيئة ، فإن هذه العناصر الصغرى لا تضاف مباشرة عادة ، حيث تسمح فرصة عدم نقاء الأواني الزجاجية ، الماء المقطر ، أو المواد الكيميائية المستخدمة بإضافة الكميات اللازمة منها . وحتى يمكن أن يقدم البعض منها على جزيئات الغبار التي تسقط على البيئة أثناء التحضير . وجميع العناصر الصغرى الضرورية ، بالإضافة إلى ١٥ عنصرا أخرى أصغر ، توجد في مستخلص الخميرة ، المستخدم عادة في البيئات (Grant and Pramer, 1962) .

وتلعب العناصر الصغرى أدوارا مختلفة في الخلية ولكنها أساسا ترافق الإنزيمات . فيمكن تنشيط أحد الإنزيمات بعنصر صغير أو يحتوى الإنزيم عليه كجزء من تركيبه . فالموليبدينوم ، على سبيل المثال ، يشارك كحامل إلكترونى فى الإختزال الإنزيمى للنترات فى بعض الفطريات . والعناصر الصغرى قد تكون كذلك من المركبات التكوينية للفيتامينات ونواتج الأيض الأخرى ، ولهذا السبب يحتاج إليها لتخليق هذه المواد . والحديد ، على سبيل المثال ، يوجد داخل إنزيم الكاتاليز ، السيتوكرومات المشاركة فى نقل الإلكترونات ، وفى نواتج الأيض الأخرى ، متضمنة عوامل النمو والصبغات . والعناصر الصغرى مطلوبة للنمو العادى والتجراثم ، ويؤدى نقصها إلى تأثيرات مختلفة على الفطر (شكل ١٠) . وتأثير نقص عنصر صغير خاص يقدر لحد بعيد بوظيفة هذا العنصر ؛ فمثلا ، نقص الزنك أو المنجنيز ، اللذان ينشطان طبيعيا إنزيمات دورة حمض الستريك ، يضعف التفاعل الطبيعى لهذه الدورة . ونقص المنجنيز كذلك يمكن أن يقلل من معدل التجراثم بصفة عامة ، بينما ينتج عن نقص النحاس قلة تلوين جراثيم بعض الفطريات (Cochrane, 1958) .



شكل (١٠) : (a) ، (b) نقص حاد فى المنجنيز فى الفطر الأسكى القارورى *Chaetomium globosum* . تظهر الأعراض فى صورة نقص استطالة الهيفات ، زيادة التفرع ، وتكوين خلايا كروية . (c) هيفا طبيعية نامية فى بيئة تحتوى على ٥٠ جزء فى المليون منجنيز . الجميع 750 X .

وتمتص الفطريات أيضا عناصر معدنية لا يعرف أنها ضرورية . وهذه تتضمن الزئبق ، النيكل ، الرصاص ، ويحتمل غيرها . والتركيزات العالية لأى من هذه العناصر تكون سامة ، وكما ذكر سلفا ، فإن الكميات الزائدة من العناصر الصغرى الضرورية يكون ساما أيضا . فالزئبق والنحاس (من العناصر الصغرى الضرورية) يستخدمان على نطاق واسع كمركبات رئيسية فى المبيدات الفطرية . وفى التركيزات السامة ، يرتبط معظم النحاس بالغشاء البلازمى وتتداخل مع

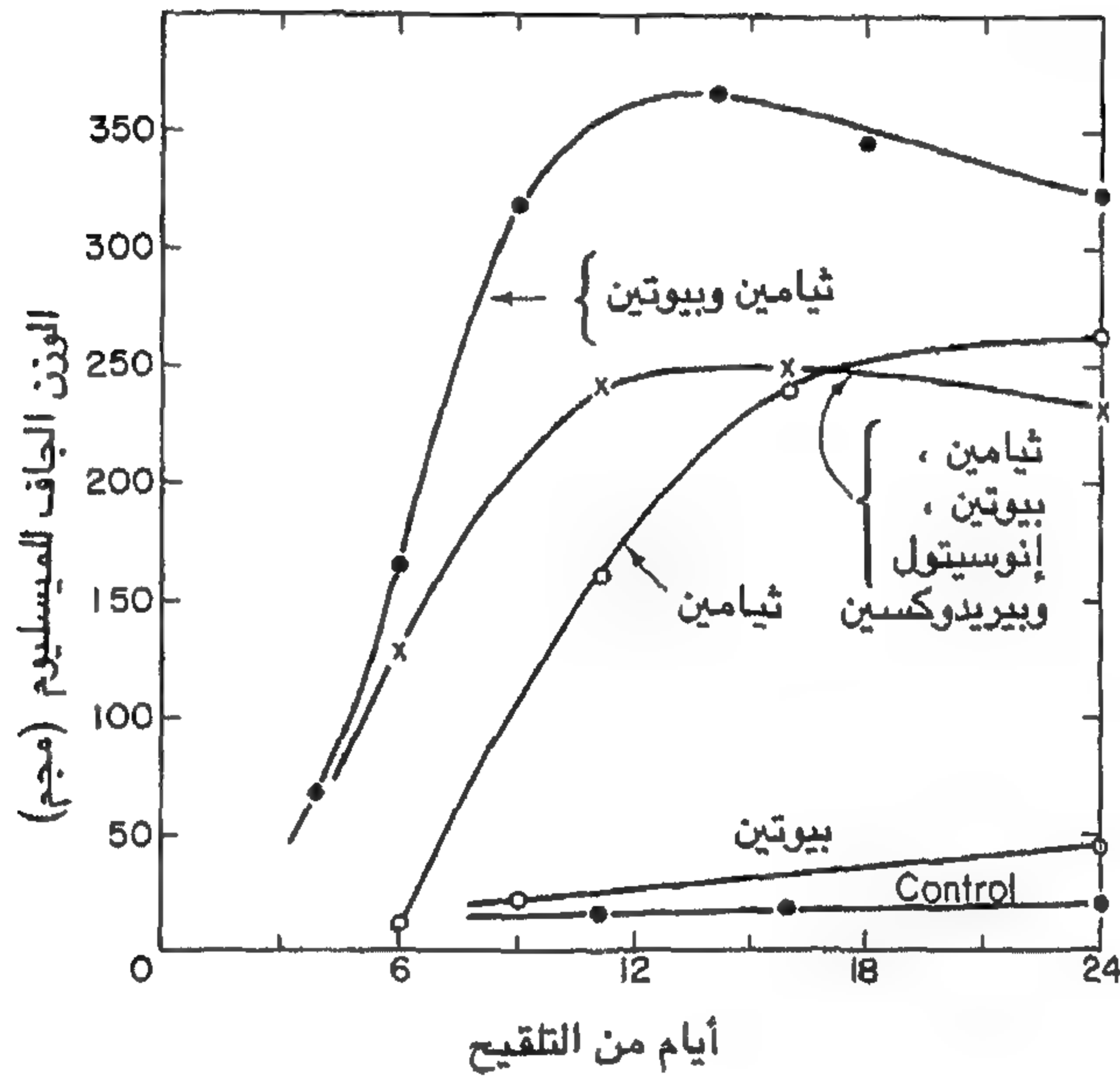
إنتقال المواد الأخرى إلى داخل الخلية . والنحاس الذى تمكن من الدخول إلى الخلية قد يسبب طفرات وراثية (Ross, 1975) .

الفيتامينات : Vitamins

الفيتامينات مركبات عضوية تقوم بوظيفة مرافقات إنزيمية أو كجزء تركيبى من مرافقات الإنزيمات التى ترتبط بتفاعلات خاصة . وهى فعالة بكميات ضئيلة جدا ولا تستخدم فى تصنيع أجزاء تركيبية من الخلية . وتحتاج جميع الكائنات لبعض الفيتامينات على الأقل ، ولكن الكفاءة التخليقية تتباين . والنباتات الخضراء تصنع فيتاميناتها بنفسها ، ولكن الحيوانات يجب أن تحصل على فيتاميناتها من مصدر خارجى .

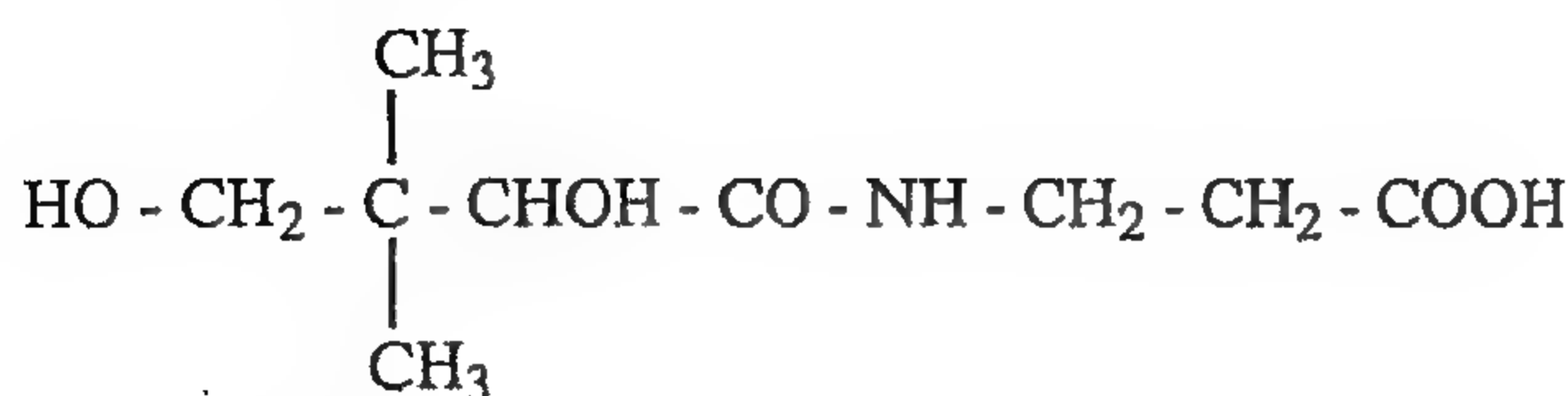
بعض الفطريات ، إذا مدت بسكر ، مصدر نيتروجينى ، ومعادن ، يمكنها تخليق جميع الفيتامينات التى تحتاجها . إنها حتى تخلق الفيتامينات بكمية كبيرة لدرجة أنها تفرزها فى البيئة . وفطريات أخرى تظهر نقصا جزئيا فى فيتامين خارجى (شكل ١١) . وفطريات ثالثة تظهر نقصا كاملا للفيتامينات وتعتمد كلية على الإمداد الخارجى منه . وقد تعاني الفطريات من نقص فيتامين فردى ، أو تعاني من نقص العديد منها وبالتالي فهى تحتاج للإمداد من الفيتامين . وقد يكون نقص الفيتامين مطلقا وغير متغير ، أو يكون نقصا وقتيا حيث يختفى عندما يكبر الميسليوم أو عندما تتغير الظروف الخارجية . ونقص الفيتامينات الذى يمكن التحكم فيه بعوامل خارجية هو نقص جزئى ؛ أما النقص الكلى فحقيقة غير قابل للتغير . والإحتياج الجزئى يصبح أكثر إلحاحا عند الوصول لحدود درجات الحرارة العليا التى تسمح بالنمو وأحيانا عندما يتغير تركيب البيئة . وكمثال

للحالة الأخيرة ، يصبح الفطر *Pythium butleri* محتاجا للثيامين عندما يتعدى تركيز الملح حدا معيناً (Rpbbins and Kavanagh, 1938) والفطر *Pellicularia koleroga* يحتاج لكل من الثيامين والبيوتين عند تنميته على السكروز ؛ أما عند تنميته على الجلوكوز ، فإنه يحتاج إلى الثيامين فقط (Mathew, 1952) .

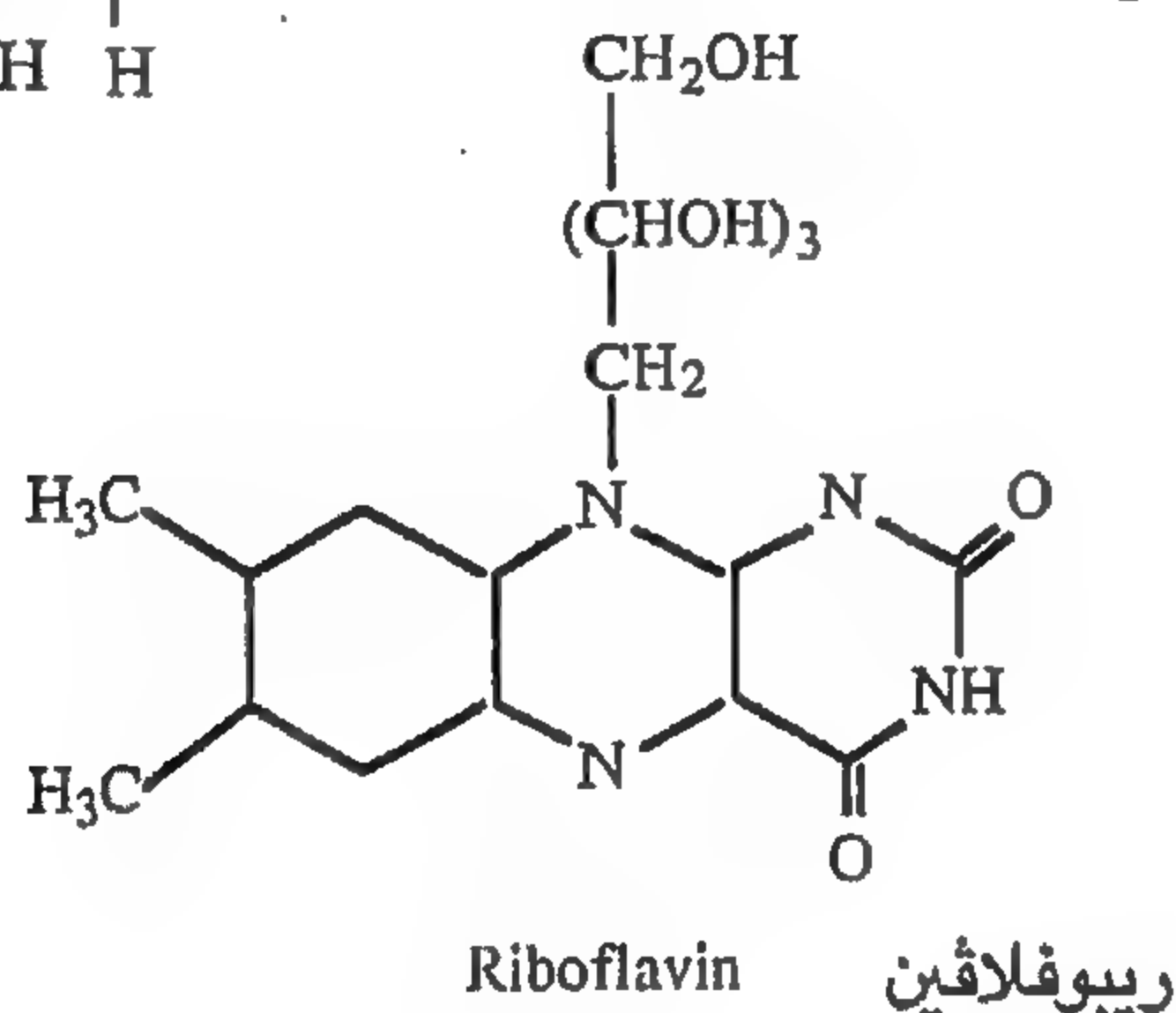
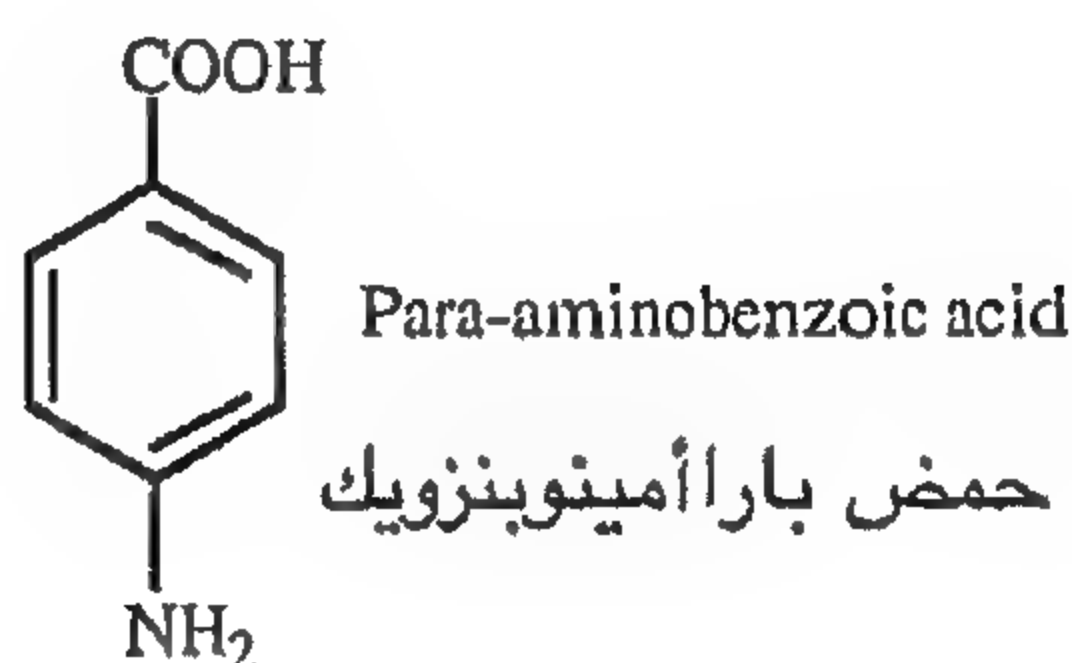
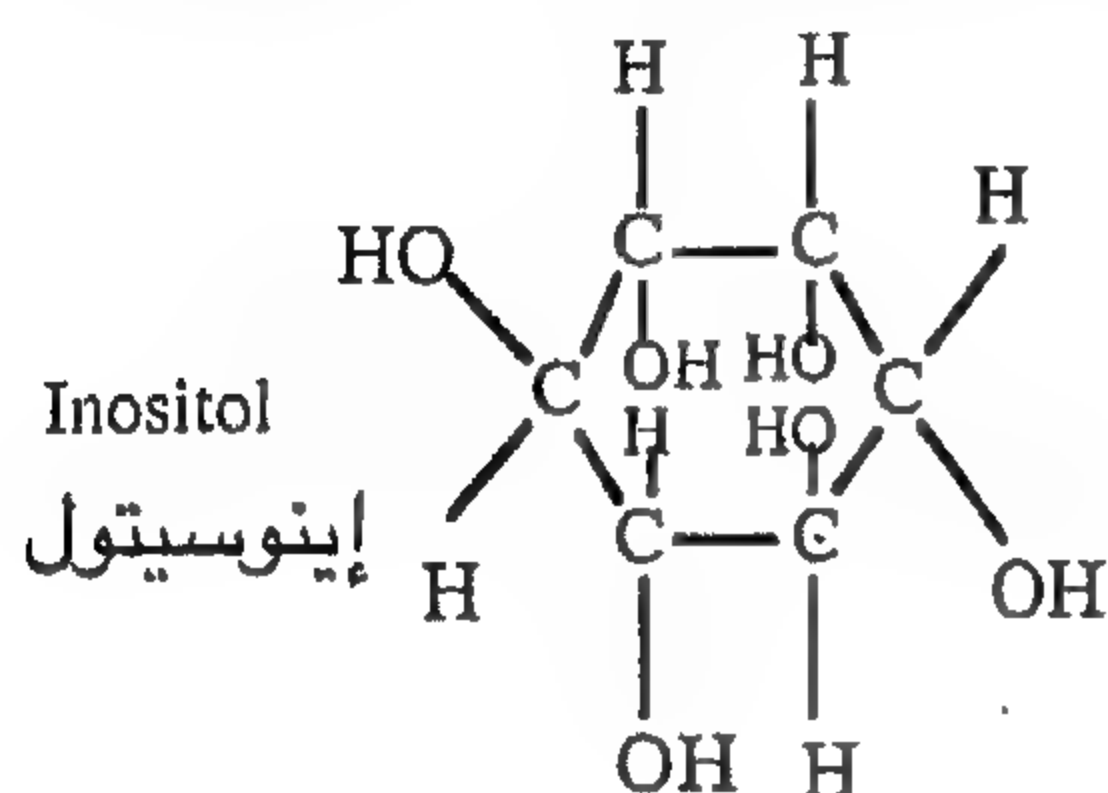


شكل (١١) : نمو الفطر *Lambertella pruni* في ٢٥ مليلتر من بيئة هيدروليسات كازين الجلوكوز السائلة المحتوية على مختلف الفيتامينات . النقص الجزئي لكل من الثيامين والبيوتين واضح ، وهو أكثر للثيامين . لاحظ أن إضافة الأنوسيتول والبيريدوكسين لبيئة تحتوى الثيامين والبيوتين قلل النمو .

ومن الواضح أن الفطريات لا تحتاج إلى فيتامينات أ ، د ، E ، التي تحتاج إليها الحيوانات) ولم يسجل تخليق هذه الفيتامينات بواسطة الفطريات . بينما تخلق الفطريات وتحتاج إلى فيتامينات ب B الذائبة في الماء وفيتامينات H .



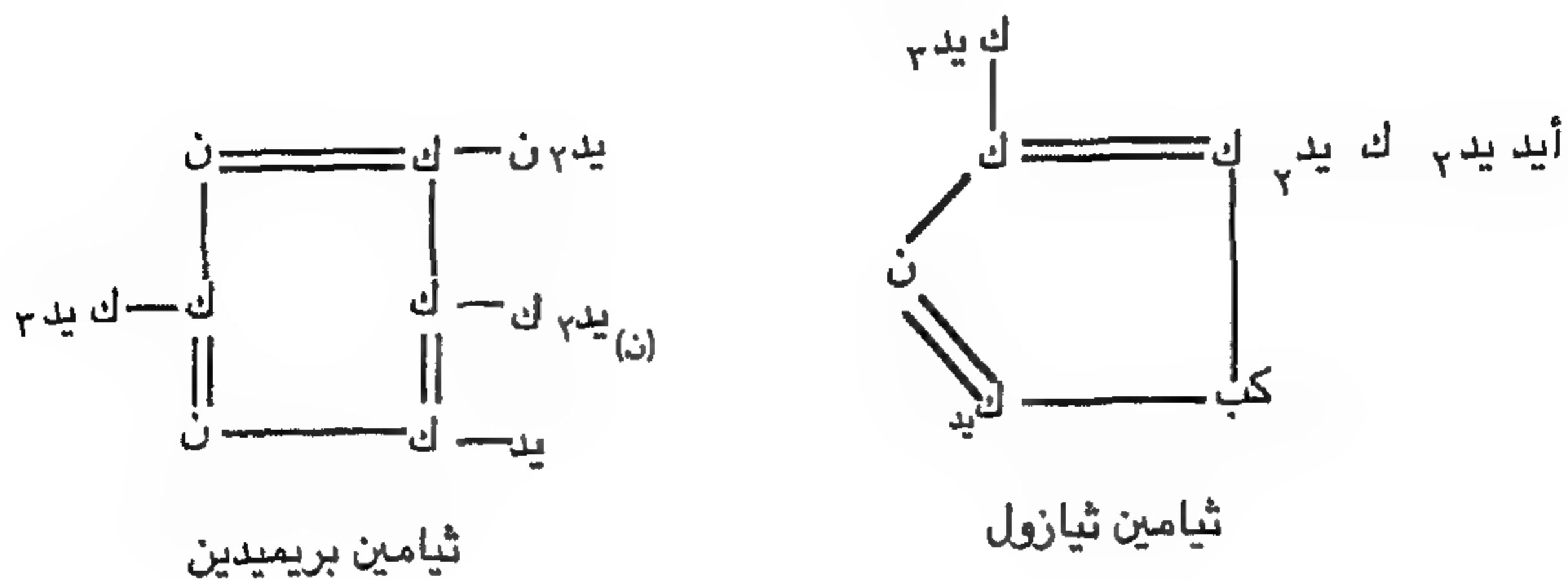
حمض بانتوثينيك Pantothenic acid



شكل (١٢) : الرموز البنائية لبعض الفيتامينات الهامة للفطريات .

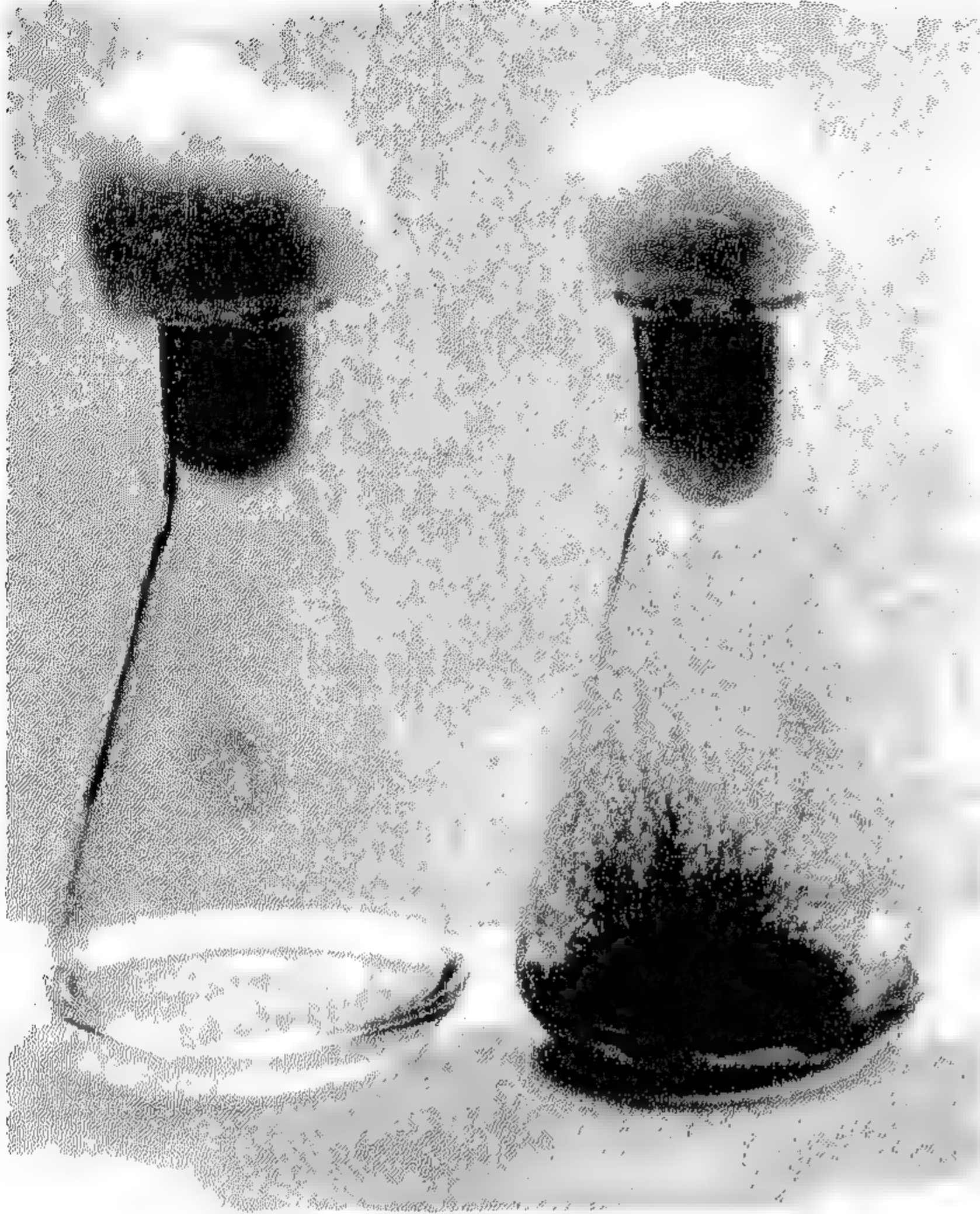
الثيامين : Thiamine

إن غالبية الفطريات تحتاج للثيامين ، وأى فطر خيطى يظهر نقصاً لثيامين فردى يكون غالباً لنقص الثيامين (شكل ١٣) . وجميع أنواع *Phytophthora* تحتاج الثيامين ، ولكن قليلاً فقط من الفطريات البازيدية يفتقد لهذا الفيتامين . وبعده البيوتين ، تظهر الخمائر فى أغلب الأحيان إحتياجها للثيامين . ويحتوى جزئ الثيامين على تركيبين حلقيين ، فى محل البريميدين وفى محل الثيازول :



والفطريات ناقصة الثيامين تتباين في قدرتها على إستهلاك أنصاف إما البريميدين أو الثيازول أو كل جزئ الثيامين . ومعظم الفطريات ناقصة الثيامين يجب أن تمتد بكامل جزئ الثيامين المفضل ويكون من الواضح أنها غير قادرة على تخليق أى جزء منه . وعديد من الفطريات تستطيع عمل جزء الثيازول من الجزئ وسوف تخلق جزئ الثيامين إذا تم إمدادها بالنصف البريميدينى . وبعض الفطريات لها طاقة تخليقية عكسية إذ تستطيع أن تصنع حلقة البريميدين فقط . ويستطيع جنس *Phycomyces* من توحيد حلقتى البريميدين والثيازول لعمل الثيامين ، ولكنه غير قادر على تخليق أى منهما :

والثيامين له دور فى تنظيم أيض الكربوهيدرات . والصورة النشطة من الثيامين هى بيروفوسفات الثيامين . (وهو أحد إسترات حمض البيروفوسفوريك) . ويعرف هذا أيضا بأنه كوكاربوكسيليز أى مرافق إنزيم الكاربوكسيليز . وحمض البيروفيك ، مفتاح وسطى فى التحول الغذائى للكربوهيدرات إذ يتحول إلى أسيتالدهيد وثانى أكسيد الكربون بواسطة إنزيم الكاربوكسيليز . ويميل حمض البيروفيك للتجمع فى المزارع الفطرية ناقصة الثيامين .



شكل (١٢) : تأثير الثيامين على نمو
الفطر *Phycomyces blakesleei* .
النمو غائب في البيئة ناقصة
الثيامين على اليسار ، وظهر في
البيئة الممدودة بالثيامين على اليمين

البيوتين : Biotin

تظهر عديد من الفطريات نقصا للبيوتين (فيتامين H) ، رغم أن هذا النقص ليس شائعا جدا بدرجة الثيامين . ومعظم الخمائر تحتاج للبيوتين . ويتم تخليق جزئ البيوتين تبعا للمخطط التالي :

وبعض الفطريات ناقصة البيوتين يمكنها أن تنمو إذا مدَّت بالمركب الوسطى
ديسيتوبيوتين ومن الواضح أنها تكون غير قادرة على تحويل حمض البيمليك إلى
ديسيتوبيوتين : وتتضمن مثل هذه الفطريات ، *Neurospora crassa* ،



Ceratostomella ips (من الفطريات الأسكية القارورية) ، وبعض الخمائر . ولا تستطيع فطريات أخرى أن تنمو إذا مدّت بالديسيثوبايوتين بل تحتاج إلى البيوتين لتشبع حاجاتها . وهذه الفطريات – التى تشمل الفطرين الأسكيين القاروريين *Sordaria fimicola, Ceratostomella pini* – بها إنسداد أبيض يجعلها غير قادرة على تحويل ديستيوبايوتين إلى البيوتين .

ودور البيوتين غير واضح الفهم . ويبدو أنه يشترك فى تخليق حمض الأسبارتيك ، الذى يحل جزئيا محل البيوتين المطلوب ؛ فى تخليق الأحماض الدهنية كحمض الأوليك ، يحل جزئيا محل البيوتين فى تطفّر *Neurospora crassa* وفى *Ceratostomella pini* (cochrane, 1958) .

الفيتامينات الأخرى : The Remaining Vitamins

البيريدوكسين (فيتامين ب₆) تحتاج إليه فطريات أقل من تلك التى تحتاج إلى الثيامين أو البيوتين والنقص الجزئى أو الكلى للبيريدوكسين معروف بين الخمائر وشائع بصفة خاصة فى أنواع *Ceratostomella* وشكل البيريدوكسين كمرافق إنزيم يخدم فى إنزيمات عديدة تشترك فى أيض الحمض الأمينى .

والنقص لحمض البانتوثينيك شائع الحدوث بين الخمائر ، خاصة بين أنواع من *Saccharomyces* ، ولكنه حقيقة غير معروف بين الفطريات الخيطية . وحمض البانتوثينيك هو أحد مكونات مرافق إنزيم أ الذى يتوسط فى انتقال الأكيل والتفاعلات المتعلقة به . ويعمل حمض البانتوثينيك على تجميع الجليكوجين كما يزيد من النشاط التنفسى فى الخمائر .

والنقص للإينوسيتول ، الريبوفلافين ، و حمض بيتاأمينوبنزويك نادر . يمد

الريبوفلافين مجموعة البروستيترك لإنزيمات الفلافين ، المطلوبة فى التنفس ، و لإنزيمات مختلفة تدخل فى أيض النيتروجين . أما أدوار إنىوستول وحمض بيتاأمينوبنزويك فهى غير معروفة .

الفطريات ككائنات اختبار: Fungi as Test Organisms

فى عصرنا العلمى الحالى والمعقد تقنيا ، نحتاج للتأكد من تركيب المواد المعقدة والخلطات التى تستخدم كغذاء للإنسان ، الحيوانات ، الميكروبات - ونواتج التحول الغذائى من الكائنات الدقيقة - ومن التربة . فكميات وأنواع الفيتامينات ، الأحماض الأمينية ، والعناصر تقدر عادة بإستخدام الكائنات الحية الدقيقة ذات النقص للمادة تحت البحث . وبنفس الطريقة ، يمكن أن تستخدم الكائنات الحية الدقيقة لتحديد المواد المضادة أو السامة لها . وإستخدام الكائنات الدقيقة لمثل هذه التحاليل يطلق عليه مصطلح «التقدير الحيوى bioassay» .

وقد استخدمت الفطريات بإتساع للتقديرات الحيوية للفيتامينات متضمنة *Phycomyces blakesleeana* للثيامين (شكل ١٣) *Saccharomyces carlesbergensis* للبيريديوكسين وحمض البانتوثينيك ، طفرات من *Neurospora crassa* لحمض بيتا أمينوبنزويك ولإنىوستول ، *Saccharomyces cerevisiae* ، للبيوتين .

وفطريات قليلة معزولة من الطبيعة تظهر نقصا للأحماض الأمينية ، لدرجة أن معظم التقديرات الحيوية للأحماض الأمينية تنجز بإستخدام البكتريا ، رغم أن الطفرات المستحثة من *Neurospora* يمكن أن تستخدم أيضا . ويستخدم *Aspergillus niger* بإتساع لتقدير المتاح من النحاس ، المغنسيوم ، البوتاسيوم ، والموليبدينوم فى التربة .

طرق التقدير الحيوى : Bioassay Methods

إن أول ما نحتاج إليه لعملية تقدير حيوى ؛ هو إنتخاب الكائن المناسب الناقص فى الفيتامين ، الحمض الأمين ، أو العنصر تحت الاختبار أو يكون حساسا لمادة مضادة . وستكون إستجابة الكائن متخصصة ، أى أنه سيستجيب لفيتامين ما ولكنه لا يستجيب لمشتقاته أو مركباته الوسطية ، على سبيل المثال . وبذلك سيكون الكائن حساسا بدرجة كافية لوجود المادة ويظهر إستجابة فى نموه لزيادة الجرعات والتي يمكن قياسها خطيا عند بعض التركيزات . وتختلف الأنواع كثيرا فى حساسيتها للمادة المختبرة .

تجهز بيئة صناعية تفتقر إلى المادة تحت الإختبار ولكنها تحتوى على جميع المواد الغذائية الضرورية الأخرى . تنقى هذه البيئة عادة لإزالة آثار المواد النشطة حيويا ، وتعتمد الطريقة المستخدمة على المواد التى يجب إزالتها (فيستخدم الترشيح خلال الفحم المنشط لتخليص البيئة من بقايا الفيتامينات ، مثلا) . ويحتوى المركب النموذجى تحت الإختبار على فيتاميناته أو أحماضه الأمينية فى صورة مرتبطة غير متاحة لكائن الإختبار ، وبالتالي يجب إستخلاص هذه المواد وعمل محلول مائى منها بواسطة حمض أو تحليل إنزيمى . يضاف مستخلص المركب عندئذ إلى البيئة الأساسية بتركيزات متزايدة والتي تعطى نموذجا نموا خطيا تقريبا يرجع للإستجابة للجرعات .

واللقاح المستخدم على جانب كبير من الأهمية . فقبل إستخدامه كلقاح ، ينمى الفطر على البيئة التى تمده بالكميات الملائمة تماما - وليس زيادة - من العوامل المطلوبة ، متضمنة المادة تحت الإختبار . وإذا كان الكائن خميرة وحيدة الخلية ،

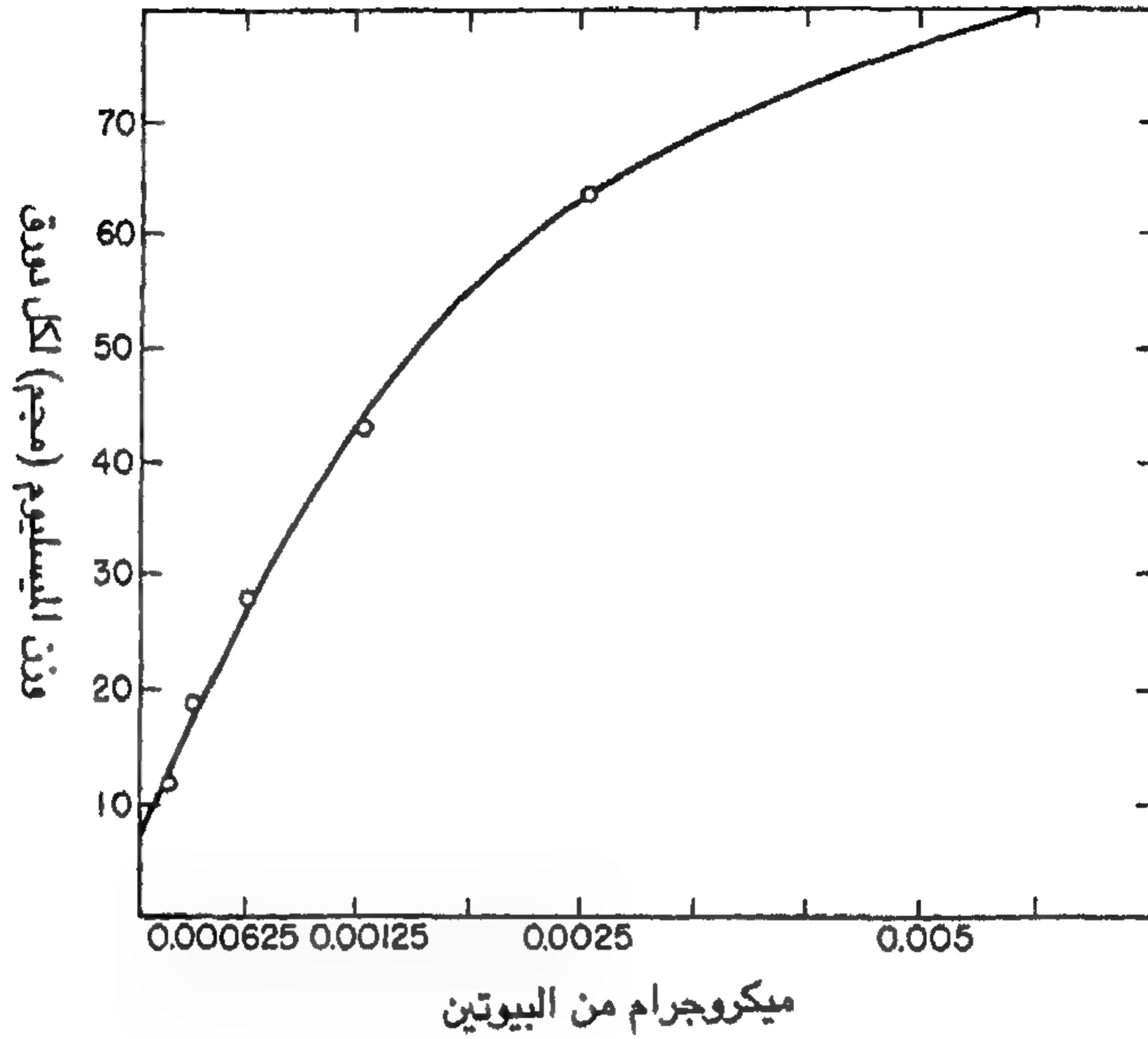
يتكون اللقاح من جراثيم غير نابتة أو نابتة أو من أجزاء ميسليومية . ويجب أن تكون كميات اللقاح المستخدمة قياسية بعناية لكى تعطى نتائج غير متأثرة بالتكرار .

والظروف التى يتم التحضين تحتها (ضوء ، حرارة ، إلخ) وكذلك طول فترة التحضين يجب أن تكون محكومة بدقة . وعند نهاية فترة التحضين ، نقدر كمية النمو إما بواسطة طرق قياس التعكير أو بطرق تحليل الوزن الجاف . ويجب مقارنة النتائج المحتصل عليها فى هذه الطريقة بأخرى قياسية لتقدير الكميات الفعلية الموجودة من المادة تحت الإختبار .

وأساسيات وضع طريقة قياسية للمقارنة سهلة جدا . إذ تضاف عينات كيميائية نقية من الفيتامين ، الحمض الأمينى ، العنصر ، أو المضاد الحيوى إلى البيئة الأساسية النقية فى هيئة سلسلة تركيزات تصاعدية . تلقح هذه بالفطر المختبر وتسجل إستجابة النمو للمادة النقية . من النتائج ، يرسم منحنى قياسى Standard curve (شكل ١٤) . وبمقارنة نمو الفطر على المادة المختبرة غير المعروفة بالمنحنى القياسى ، يمكن تقدير كمية الفيتامين ، الحمض الأمينى ، أو مركب آخر .

وتوجد معضدات كثيرة لإستخدام التقدير الحيوى . فعموما ، هذه الطرق أقل تعقيدا من تلك المتبعة فى التحليل الكيميائى . وليس من الضرورة الحصول على المادة فى صورة نقية كيميائيا ، كما أن كميات بسيطة من المادة تكون كافية . والتقدير الحيوى يمكن أن ينجز فى وقت قصير وبالحدا الأدنى من المتطلبات . وفى بعض الحالات ، تكون طرق التقدير الحيوية أصح من التحليل الكيمائى ؛ فمثلا ،

التقدير الحيوى لمحتوى معدن فى التربة يقيس المعادن فى الصورة المتاحة للنبات وليست الكميات الموجودة بصورة مطلقة .

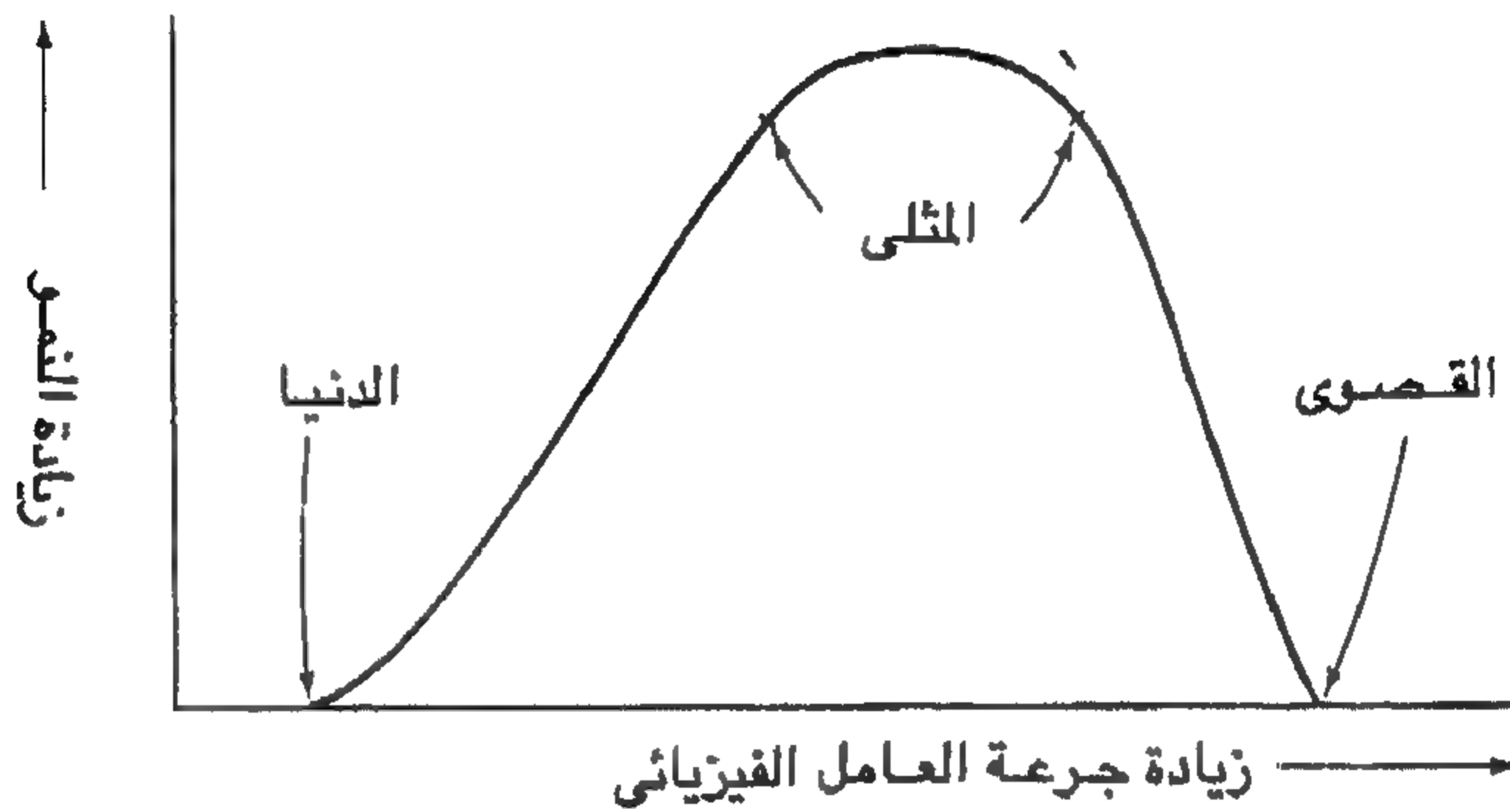


شكل (١٤) : منحنى نمو قياسى للفطر *Neurospora sitophila* على البيوتين .

لاحتياجات الفيزيائية للنمو : Physical Requirements for Growth

بالإضافة إلى توفر المواد الغذائية ، يجب أن تعرض الفطريات إلى الظروف الملائمة من درجة الحرارة ، الرطوبة ، الأس الهيدروجينى pH ، والضوء لكي يحدث النمو وعن كل من هذه العوامل البيئية الفيزيائية ، يوجد نطاق يحدث خلاله النمو . ويتحدد بنقطة حد أدنى والتي دونها لا يحدث نمو وبحد أقصى والتي فوقها لا يحدث نمو . وعادة يوجد حد أمثل وهو جزء بسيط من المدى ، ويشير إلى أن أقصى معدل نمو يحدث عنده (شكل ١٥) . وتتميز منحنيات النمو التي ترسم

لتوضيح تأثير درجات الحرارة أو العوامل الفيزيائية الأخرى بنقاط الحد الأدنى ، الأمثل ، والأقصى . وهذه النقاط الرئيسية تعتبر دليلا مفيدا لسلوك الفطر المعطى وكنقاط مقارنة بين الفطريات ، ولكنها ليست قيما مطلقة لأنها يمكن أن تتغير تبعا لتغير الظروف المزروعية ، عمر الميسليوم ، أو للسلالة الوراثية الخاصة بالفطر .

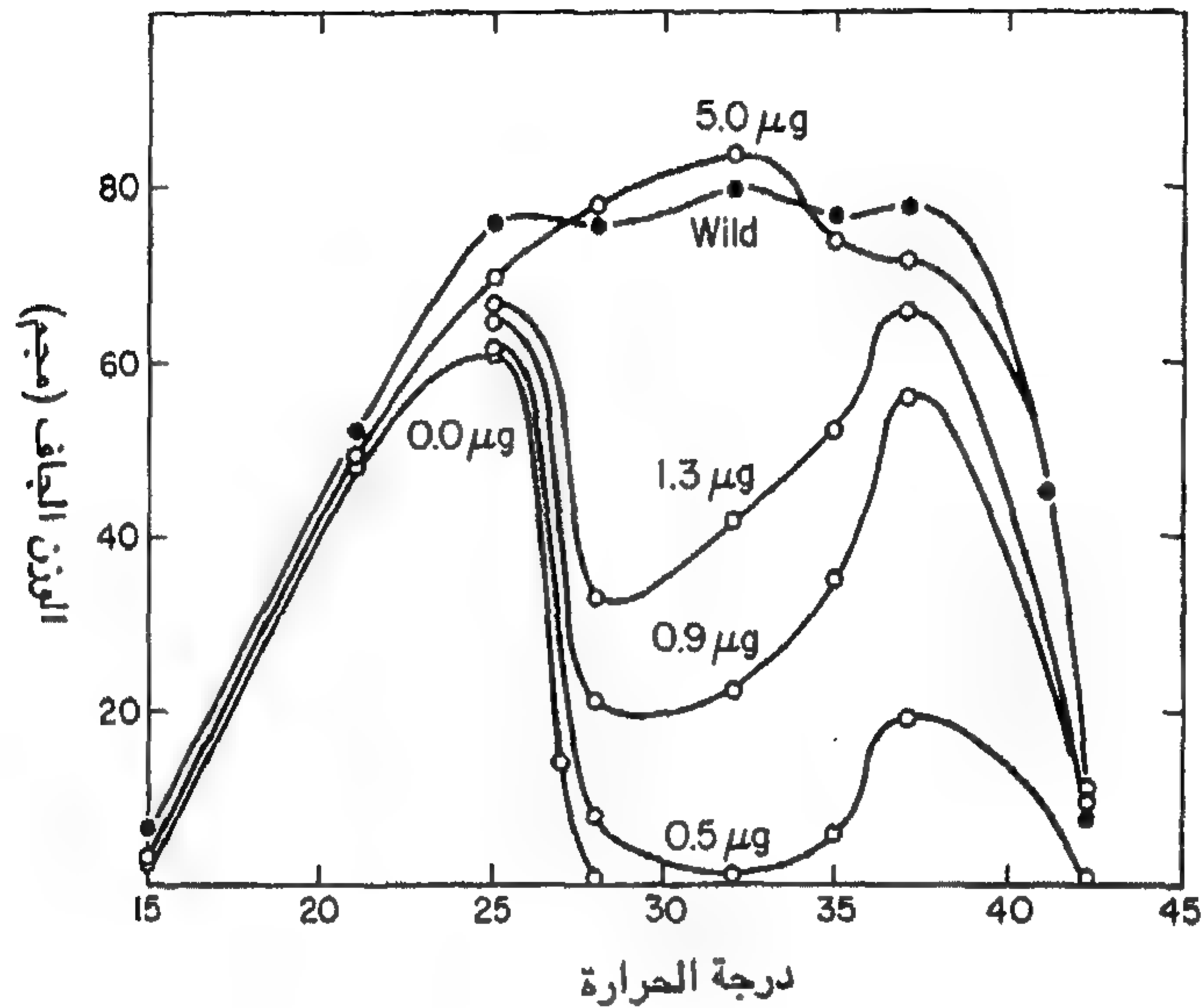


شكل (١٥) : منحنى نمو نظري لفطر كاستجابته لأحد العوامل الفيزيائية ، يوضح الحدود الدنيا (Minimum) ، المثلى (Optimum) ، القصوى (Maximum) .

وحقيقة تتأثر جميع التفاعلات داخل الخلية بالعوامل الفيزيائية ، خاصة درجة الحرارة و الأس الهيدروجين ، ولكل تفاعل منها درجاته الدنيا ، المثلى ، والقصوى . وللعمليات الخلوية مدى يختلف كثيرا من حيث إمكانية عملها ؛ فدرجة حرارة معينة مثلا ، تلائم بعض التفاعلات ولا تلائم الأخرى . والقيمة المثلى للنمو - حينئذ - هي النقطة التي يكون عندها العامل الفيزيائي المعطى عند حده الأمثل ، أو على الأقل مناسباً ، لأكبر عدد من العمليات الأيضية .

والتغير فى الظروف البيئية الفيزيائية يغير إستجابة الفطر للعوامل الأخرى المؤثرة على النمو . فحالة الإحتياج للثيامين ، مثلا ، قد تتطلب إلى مصدر

خارجى من فيتامين معين عند درجات حرارة وقيم أس هيدروجينى معينة ولكنها قد تكون غير مطلوبة عند سواهما (شكل ١٦) .



شكل (١٦) : نمو سلالة برية من *Neurospora* وطفرة حساسة لدرجة الحرارة ناقصة الريبوفلافين واستجابتها لدرجة الحرارة والتركيزات المختلفة من الريبوفلافين (يشار إليها على المنحنيات كميكروجرامات لكل ٢٠ مليلتر من البيئة) . تحت ٢٥ م ، لم يكن الريبوفلافين مطلوباً للنمو ، بينما لم يحدث نمو فوق ٢٨ م دون الامداد بمصدر خارجى من الريبوفلافين .

درجة الحرارة : Temperature

درجة الحرارة تعتبر هامة جداً فى تقدير كمية وسرعة نمو كائن ما . وزيادة درجات الحرارة ذات تأثير عام فى زيادة النشاطين الإنزيمى والكيميائى . وكثير من التفاعلات الكيميائية تزداد عشرة أضعاف لكل ١٠ درجات مئوية إرتفاع ، ولكن النشاط الإنزيمى عادة يزداد ضعفين فقط لكل ١٠ درجات مئوية إرتفاع .

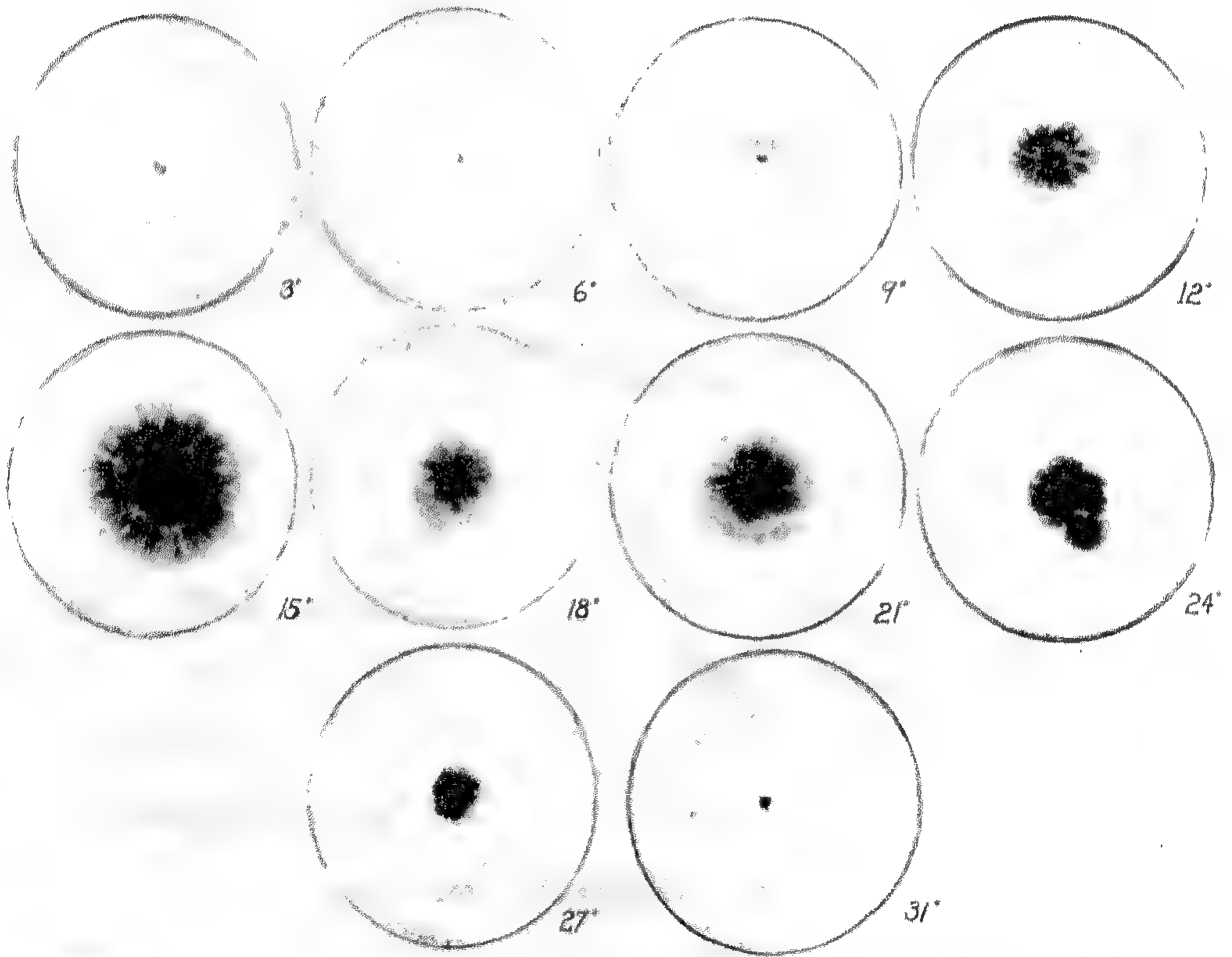
وبالتالى تصبح الإنزيمات غير نشطة عند متسويات درجات الحرارة العالية ؛ وبعض الإنزيمات يقف نشاطها عند درجات حرارة منخفضة مثل ٣٠°م . وإضافة إلى التأثير العام على معدل الأيض ، فقد تؤثر درجات الحرارة مباشرة على تخليق الفيتامينات ، الأحماض الأمينية ، أو ناتجات أيض أخرى - ويرجع فشل بعض الفطريات للنمو على درجات الحرارة المرتفعة مباشرة إلى عدم قدرتها على تخليق مثل هذه المركبات المطلوبة .

وبدءا بدرجة الحرارة الدنيا التى تسمح بالنمو ، تزداد كمية نمو الفطر بإزدياد درجة الحرارة حتى تصل إلى الحد الأمثل . وخلال المدى الأمثل ، يكون معدل النمو ثابتا لحد ما . وعند زيادة درجة الحرارة عن الحد الأمثل ، يحدث إنعكاس لمعدل النمو حتى نصل إلى الدرجة القصوى التى يحدث عندها النمو (شكل ١٧) . فإذا نمت عدة مزارع على درجات حرارة مختلفة وقدرت كمية النمو لكل منها ، يمكن أن نرسم منحنى نمو نموذجى يوضح هذه الإستجابة .

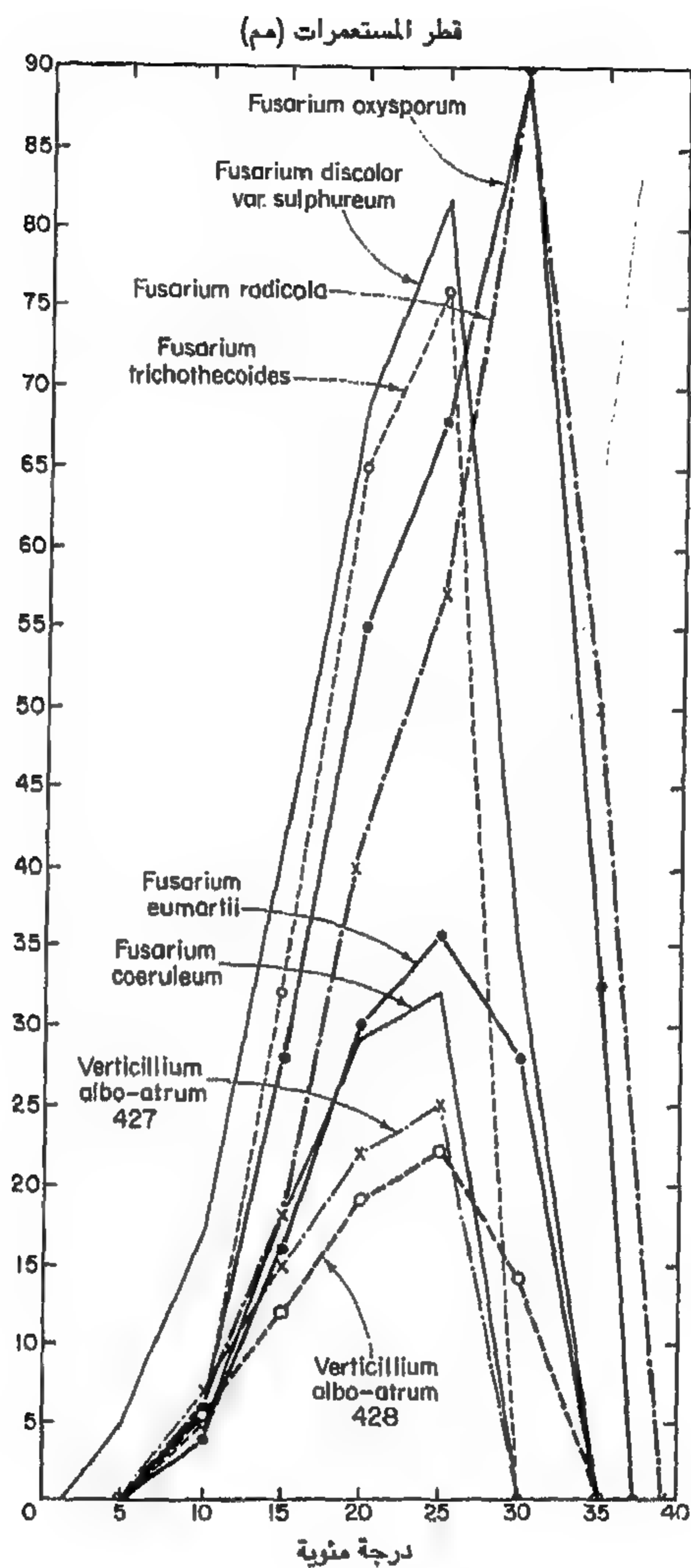
وعموما ، تتطلب الفطريات إحتياجات حرارية متشابهة (شكل ١٨) ، رغم وجود إستثناءات . فبينما تستطيع بعض فطريات تلف الأغذية من أنواع *Sporotrichum* , *Cladosporium* من النمو عند درجات حرارة منخفضة تصل إلى ٥° - إلى ٨°م ، فإن الحد الأدنى من درجات الحرارة لنمو معظم الفطريات يكون بين صفر° ، ٥°م . وفى معظم الحالات ، يقع نطاق درجة الحرارة المثلى فى مكان ما بين ١٥° ، ٣٠°م ، مؤديا إلى إرتفاع منحنى النمو الحرارى . ولسلالة من الفطر *Coprinus finetarius* درجة حرارة مثلى عالية بصورة غير عادية (٤٠°م) وهى تظل قادرة على النمو حتى عند ٤٤°م [يزداد النمو عند ٤٤°م معنويا بإضافة الميثيونين إلى البيئة (Fries, 1953)] . ولقليل من الفطريات القدرة على النمو فوق الحد الأقصى من درجات الحرارة (٣٥° إلى ٤٠°م) ، ولكن النقطة التى

يحدث عندها الموت يمكن أن تكون عالية جدا . وتقع درجة الحرارة المميتة thermal death point لعدد من الفطريات تقريبا بين 50° ، 60° م عند التسخين في البخار ، ولكن حرارة عالية جدا مثل 105° م يمكن أن تكون مطلوبة لمدة ١٢ ساعة لقتل جميع فطريات تعفن الخشب في كتل جافة من الخشب (Cartwright and Findlay, 1934; Shell, 1923).

وتختلف درجات الحرارة الدنيا ، المثلى ، والقصوى للنمو ، التكاثر ، ولإنبات الجرثيم .



شكل (١٧) : التأثير التكتشيلى لدرجة الحرارة على نمو *Phoma apiicola* فى مزرعة .



شكل (١٨) : منحنيات النمو / درجة الحرارة لثمانية فطريات تسبب أمراض العفن والذبول للبطاطس .

تركيز أيون الهيدروجين : Hydrogen Ion Concentration

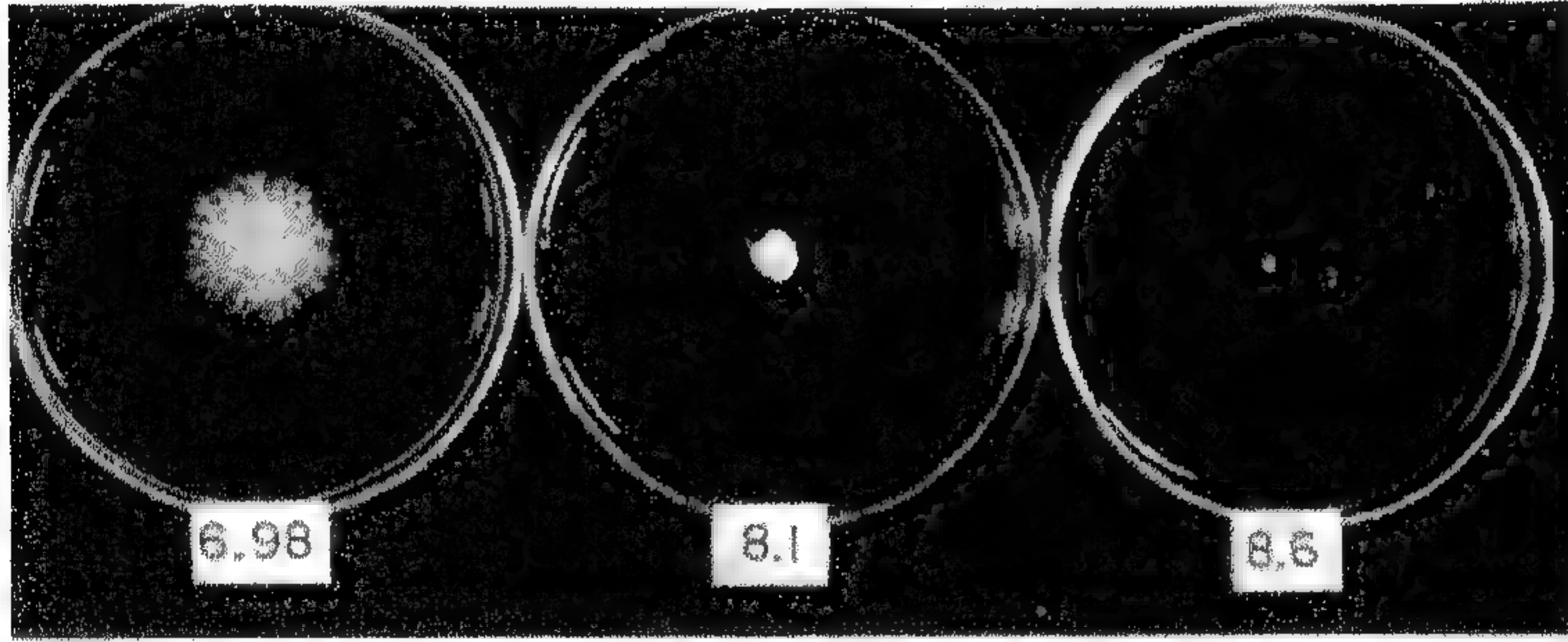
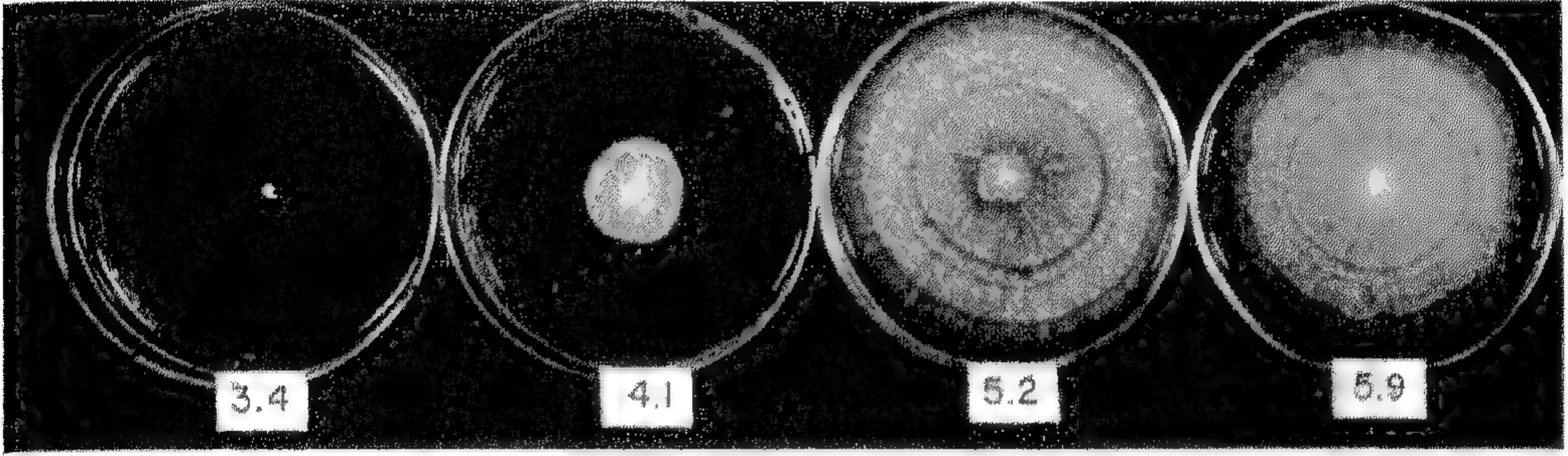
جميع الفطريات تلامس محاليل سائلة في الطبيعة أو المعمل ، وتركيز أيون الهيدروجين (pH) لهذه المحاليل يظهر تحكما على النمو الفطرى .

تأثيرات تركيز أيون الهيدروجين : Effect of Hydrogen Ion Concentration

من أحد تأثيرات تركيز أيون الهيدروجين هي قابلية الاستفادة من أيونات معدن معين . فأيونات المعدن قد تكون معقدا يصبح غير ذائب عند نطاق معين من الـ pH . فأيونات المغنسيوم والفوسفات يمكن أن تظهر في صورتها الحرة عند درجات pH منخفضة ، ولكنها عند درجات pH الأعلى تكون معقدات غير ذائبة فتقل إمكانية الاستفادة من هذه الأيونات بواسطة الفطريات . وأعراض نقص الحديد يمكن أن تظهر في الوسط القلوى ذلك لأن معقد أيون الحديد يصبح غير ذائب عند درجات pH العالية . ويكون التأثير مماثلا مع أيونات الكالسيوم والزنك .

والتأثير الثانى لدرجة الـ pH يكون على نفاذية الخلية ، والتي تتغير بحسب الدرجات المختلفة من الحموضة أو القلوية . ويكون التأثير ملحوظا بصفة خاصة علي المركبات التى تتأين . ومن التوضيحات الممكنة أنه عند درجات الـ pH المنخفضة يصبح الغشاء البلازمى الإبتدائى مشبعا بأيونات الهيدروجين لدرجة تحد من مرور الكاتيونات الضرورية ، بينما عند درجات الـ pH الأعلى يصبح الغشاء مشبعا بأيونات الهيدروكسيل وبهذه الطريقة تحد من دخول الأنيونات الضرورية . فحمض بيتا أمينو بنزويك يكون في صورة حرة دائما عند درجات الـ pH المنخفضة جدا ، ويتم أقصى إمتصاص لهذا الحمض عند درجات الـ pH

المنخفضة . وعند درجة pH ٦ تكون الحاجة لحوالي ثمانية أضعاف كمية حمض بيتا أمينو بنزويك المطلوبة عند درجة pH ٤ للحصول على نفس كمية النمو .



شكل (١٩) : التأثير التكمشي لدرجة الـ pH على نمو الفطر *Ceratocystis ulmi* في مزرعة .

ويؤثر تركيز أيون الهيدروجين الخارجى أيضا على الـ pH داخل الخلية ، والذى بالتالى يؤثر على النشاط الإنزيمى . والإنزيمات تكون غير نشطة عند أى من نهايتى درجة الـ pH ، ولكنها ذات مستويات pH مثلى مختلفة لنشاطها . فالبعض يكون أكثر نشاطا فى المحاليل الحمضية الضعيفة ، فى حين يكون البعض الآخر أكثر نشاطا فى المحاليل القلوية الضعيفة . وتقع الدرجة المثلى لمعظم الإنزيمات بين pH ٦ ، ٨ (شكل ١٩) . وتغير درجة الـ pH غير الملائمة قدرة

التخليق الطبيعي للخلية . فعلى سبيل المثال ، يستطيع الفطر *Sordaria fimicola* من تخليق الثيامين الخاص به ؛ ولكن عند زراعته على بيئة ذات درجات pH تبدأ من ٣ر٦ إلى ٣ر٨ ، فإنه يكون غير قادر على النمو ما لم يمد بثيامين خارجي (Lilly and Barnett, 1947) .

النمو وتركيز أيون الهيدروجين ، Groth and Hydrogen Ion Concentration

للفطريات مدى واسع من درجات الـ pH التي يمكنها النمو عندها والدرجة المثلى من الـ pH لمعظم الفطريات تكون على الجانب الحمضي من التدرج ، تحت pH ٧ . وأى منحنى نمو / pH هو متوسط لجميع تأثيرات الـ pH على العوامل العديدة التي تحكم النمو ولا يمكن تمثيلها كتأثير فردي . والنمو عند درجة الـ pH المنخفضة يحتمل أن يكون النتيجة المباشرة لإمكانية إستهلاك الحديد الأكثر ، أما النمو عند درجات الـ pH الأعلى فيمكن أن يعزى إلى زيادة النشاط الإنزيمي الذي تلائمه درجة pH عالية وليس من المستغرب أن معظم منحنيات النمو / pH تظهر إثنين من الدرجات المثلى لتركيز أيون الهيدروجين . ومثل هذه الحالة تشاهد فى أنواع من *Coprinus* ، حيث تعتمد درجة الـ pH الدنيا وتتمثل فى إمكانية الاستفادة من الأيونات المختلفة . فإذا تم الإمداد بالحديد ، الزنك ، والكالسيوم فى صورة متاحة ، تندمج الدرجتين المثلتين الواضحتين فى واحدة ، ذات نطاق أمثل واسع (Fries, 1956) .

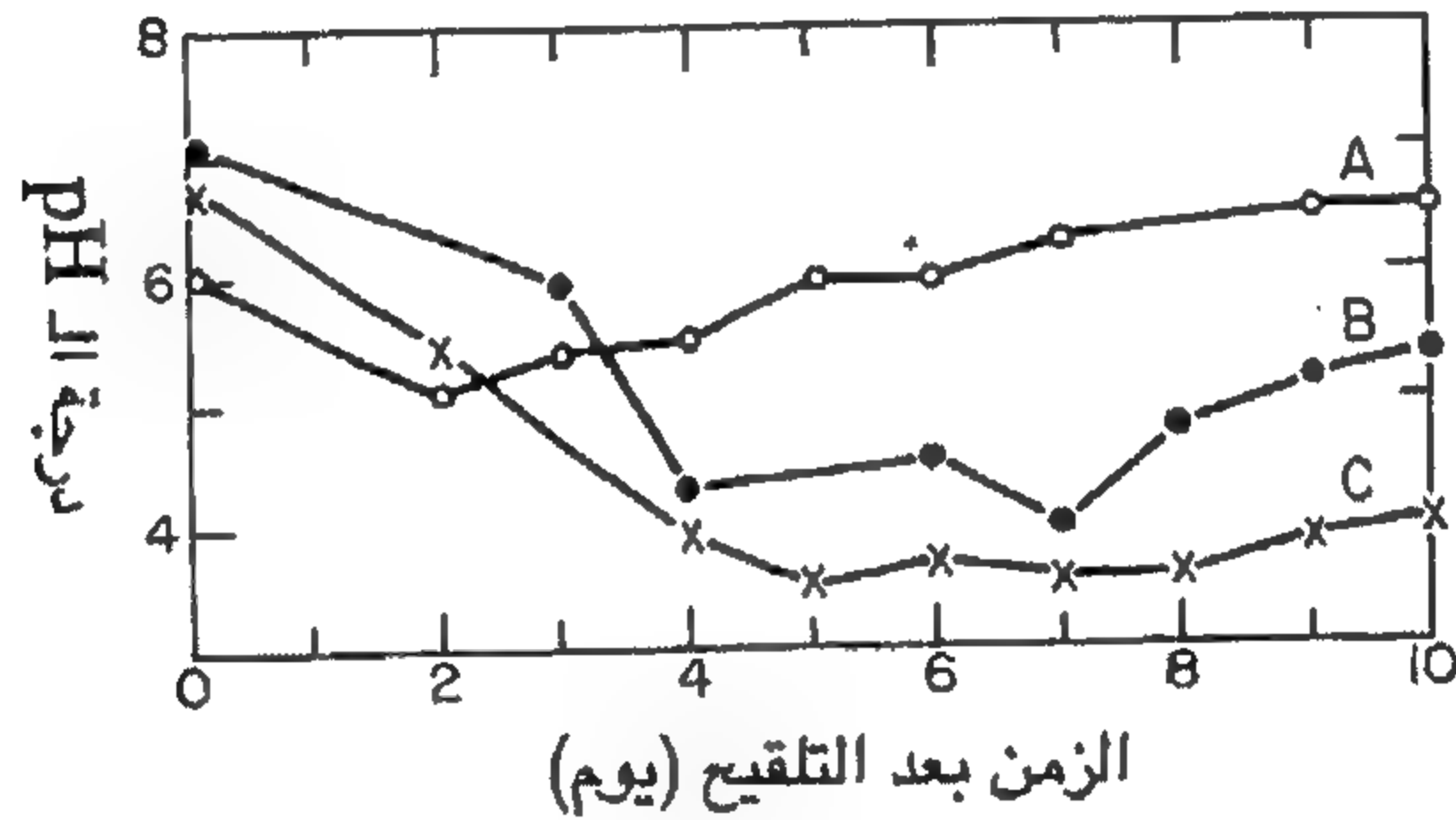
ومنحنيات النمو / pH لا تكون ثابتة ولكنها تتحول بتغير أى عدد من العوامل البيئية ، متضمنة درجة الحرارة ، عمر الميسليوم عند التقدير ، معدلات الكالسيوم والمغنسيوم ، ومصدر النيتروجين ولسهولة تغير الحدود الدنيا ، المثلى ، والقصى

فى علاقات النمو / pH فإننا نختبر بعد ذلك مشاركة تركيز أيون الهيدروجين فى عدد كبير من عمليات النمو .

تغيرات أيون الهيدروجين المتأثرة بواسطة الفطر:

Hydrogen Ion Changes Effected by the Fungus

تغير الفطريات غالبا درجة pH البيئة التى تنمو فيها . فإمتصاص أنيونات أو كاتيونات بواسطة الفطر يمكن أن يوجه الـ pH إلى الإتجاه العكسى (شكل ٢٠) . ويمكن أن يشاهد المثال الجيد لذلك مع مصادر النيتروجين المختلفة . فإذا أضيف النيتروجين فى صورة ملح أمونيومى ، سوف يؤدى إستهلاك أيون الأمونيوم لأن تصبح البيئة حمضية أكثر . وعلى النقيض من ذلك إذا قدم النيتروجين فى صورة نترات صوديوم (ص ن أ٣) ، تصبح البيئة أكثر قلوية حيث يزال منها أيون النترات .



شكل (٢٠) : التغيرات فى درجة الـ pH فى مزارع *Penicillium notatum* باستخدام الجلوكوز وتغيير مصادر النيتروجين : (a) ص ن أ٣ ؛ (b) خليط من ص ن أ٣ والأحماض الأمينية تريبتوفان ، أسباراجين ، سستين ؛ (c) تريبتوفان ، أسباراجين ، وسستين .

وتحول المكونات المتعادلة إلى نواتج أيض حامضية أو قاعدية قد تكون أيضا مسئولة عن تغير درجة pH البيئة . ومن الأسباب الشائعة للنقص في الـ pH هو تجمع الأحماض العضوية (خاصة أحماض الجلوكونيك ، البيروفيك ، الستريك ، والساكسينيك) المتكونة من أيض السكريات . وثانى أكسيد الكربون (منتج جانبي لأيض الكربوهيدرات) يتحد مع الماء ليعطى حمض الكربونيك . وحمض الكربونيك يؤدي إلى خفض درجة الـ pH ، ولكنه لا يؤثر في وجود أحماض أقوى ويكون بيكربونات تحت الظروف القاعدية . وبطريقة مماثلة ، فإن إنطلاق أيونات الأمونيوم من هدم الأحماض الأمينية والبروتين يمكن أن تؤدي إلى إرتفاع درجة الـ pH . وتعتمد حدود الـ pH في وسط المزرعة على المعدل النسبي وحدث العمليات المغيرة للـ pH هذه والإمتداد الذي نظمت إليه البيئة .

الرطوبة : Moisture

تحتاج الفطريات لمستويات رطوبة عالية نسبيا ، رغم أن غالبية الفطريات الراقية تستطيع النمو في غياب الماء الحر . كما أن الرطوبة النسبية العالية مطلوبة أيضا . ويحدث أقصى نمو لمعظم الفطريات عند رطوبة نسبية من ٩٥ ٪ إلى ١٠٠ ٪ ، ويقل النمو أو ينعكس عند الرطوبة النسبية ٨٠ ٪ إلى ٨٥ ٪ . وقليل من الفطريات تنمو عند رطوبة نسبية منخفضة تصل إلى ٦٥ ٪ .

وتتوفر ظروف الرطوبة الكافية في التقنيات المزرعية الروتينية . فتحتوى بيئات الآجار على ماء مرتبط داخل الجيل ، ويكون الجو داخل طبق بترى أو الدورق ذو رطوبة نسبية قريبة من ١٠٠ ٪ . وفي الطبيعة ، تقدر القابلية للنمو على الطبقة التحتية المتاحة جزئيا بالمحتوى الرطوبى للطبقة التحتية . فالخشب ، على سبيل

المثال ، لا يتعفن بواسطة الفطريات إذا كان محتواه من الرطوبة أقل من ٢٠ ٪ . وفطريات التربة تنمو أفضل عند درجات رطوبة متوسطة عن تلك المرتفعة ، ولكن ذلك يرجع إلى تهوية التربة (و بالتالى الإمداد بالأكسجين) والذي يقل عندما يرتفع محتوى التربة من الرطوبة .

وتنمو الفطريات إما بداخل أو بملامسة المحاليل المائية المحتوية طبيعيا على بعض السكريات أو الأملاح الذائبة على الأقل . وكما نعلم ، فإن تركيز المواد الذائبة يزيد التركيز الأسموزى للمذيب الذى تذوب فيه . ومعظم الفطريات تنمو بصورة أفضل على التركيزات الأسموزية الأقل نسبيا (٥٠ مول أو أقل) . والكثير يمكنه تحمل (مقاومة) التركيزات الأسموزية الأعلى ، خاصة إذا أتيحت لها الفرصة بالتهيئة التدريجية لزيادة مستوياتها من التركيزات الأسموزية الأعلى . وتختلف درجة التحمل من نوع إلى نوع . ويقف نمو الفطريات أو يثبط عندما يتعدى تركيز السكر الذائب حوالى ٢ مول (Burnett, 1976) . وتوجد الفطريات التى تتحمل التركيزات الأسموزية العالية غالبا على المواد السكرية المركزة مثل المربى ، الرحيق ، العسل ، وعصائر الفواكه . ومثل هذه الفطريات قد تتطلب حتى لمثل هذا التركيز الأسموزى العالى ؛ مثال ذلك رفيق الخميرة *Eremascus albus* (Paughand Gray, 1969) . فالفطر *E. albus* لن ينمو على بيئة ذات تركيز سكرز منخفض (أقل من ٥ ٪) ولكنه ينمو مباشرة على بلورات السكرز . ويحدث نموه على بيئة ذات تركيز سكرز يقرب من ١٤ مول ، ولكنه يظل ينمو جيدا على تركيز ٢٣٣ مول سكرز . ولا يعتمد النمو الأمثل للفطر *E. albus* على قابلية السكرز كمادة غذائية (فمادة سكرية أخرى تنتج تركيزا أسموزيا عاليا ستعطى نتائج مماثلة) . وتتكيف فطريات أخرى للتركيزات العالية

من الأملاح ، وهذه توجد فى الماء المالح أو فى ماء البحر . والفطريات البحرية تنتج نموها الأمثل عند إمدادها ببيئة تحتوى على ما يقرب من ٥٠ ٪ إلى ١٠٠ ٪ ماء بحر ، ولكن تركيزات الملح المماثلة تثبط نمو أو تكاثر الفطريات الأرضية . ولقد اقترح أن هذا الاختلاف فى درجة تحمل الملوحة هى العامل الرئيسى الذى يبقى على الفطريات البحرية كمجموعة بيئية منفصلة عن الفطريات الأرضية (Jones and Byrne, 1976) .

الضوء : Light

الضوء هو جزء طبيعى لأى بيئة . وتتعرض الغالبية العظمى من الفطريات لتبادل دورتى ضوء النهار وظلام الليل ، بينما توجد فطريات أخرى متعمقة داخل التربة أو أنسجة العائل ومثلها تكون فى إظلام تام . وتختلف شدة الضوء فى الطبيعة : ففطر ينمو أسفل ورقة فى الغابة لا يكون معرضا لمثل شدة الضوء التى يتعرض لها فطر ينمو على الأرض أو على سطح نبات غير مظلل .

ورغم أن معدل النمو و / أو الكفاءة التخليقية لبعض الفطريات ترتبط بالضوء ، فإن نمو معظم الفطريات لا يكون حساسا للضوء . والتأثير الأكثر إنتشارا للضوء على نمو الفطر هو ذلك التثبيط فى الضوء القوى . وهذا التثبيط يمكن التغلب عليه أحيانا بإضافة مواد طبيعية للبيئة ، حيث يقترح أن الضوء القوى يحطم الفيتامينات المطلوبة (كما ذكر Barnett, 1968; Robbins and Hervey, 1960) . وعلى كل حال ، يمكن إستمالة النمو الخضرى لبعض الفطريات المائية بواسطة الضوء . وقد شوهدت إستمالة النمو هذه فى الفطر الأسكى البحرى *Buergenerula spartina* (Gessner, 1976) وفى الفطر

Blastocladiella emersonii (أحد أفراد البلاستوكلاديات) . والوزن الجاف للفطر *B. emersonii* المنمى فى الضوء يكون كثيرا لدرجة تصل إلى ١٤١ ٪ من الوزن الجاف للمزارع المنماه فى الظلام (Cantino and Horenstein, 1956) . والضوء يمكن أن يحث كلا من التأثيرين التشجيعى والتثبيطى على التراكيب الخضرية لنفس الفطر . ومثال ذلك الفطر *Candida albicans* ، الذى يثبط نموه عند تعرضه للضوء ولكنه أيضا يشجع تخليق الكربوهيدرات (Sattarelli and Coppla, 1979) .

والضوء الأزرق يخفض تخليق صبغة الميلانين وأيضا إنزيم التيروسينيز فى أحد طفرات *Neurospora crassa* ، ولكنه ذو تأثير عكسى على الفطرين *Cldosporium mansnii*, *Aureobasidium pulluans* (Page, 1965) .

والضوء قد يؤثر أيضا على تكوين التراكيب التكاثرية أو قد يوجه تحركات التراكيب التكاثرية ضوئية التغذية . وعموما ، تعرف أمثلة كثيرة ومتزايدة عن تأثير الضوء على التكاثر عنها على النمو الخضرى . وتوجد معلومات إضافية حول تأثيرات الضوء وطريقة عمله مع الفطريات فى الفصل الثالث .

التهوية : Aeration

يوجد مركبين فى الهواء ذوى أهمية خاصة للفطريات : هما الأكسجين وثانى أكسيد الكربون . والأكسجين حيوى لتنفس الخلية ، حيث يتأكسد أحد مصادر الطاقة إلى ثانى أكسيد الكربون والماء وتنطلق طاقة ميسرة للخلية . ويتجمع ثانى أكسيد الكربون كنتيجة لتنفس الخلية بواسطة الفطريات أو كائنات أخرى . ويناقش التنفس بعد ذلك فى الفصل الثانى . وبالإضافة إلى ذلك ، وكما ذكر

سابقا ، فإن بعض الفطريات تستطيع تثبيت ثانى أكسيد الكربون الجوى وتستخدمه كمصدر للكربون . ويمكن أن يؤكد ذلك تجريبيا بإمداد ثانى أكسيد كربون نشط إشعاعيا للفطر ويلاحظ أن الفطر يحول ثانى أكسيد الكربون المشع هذا إلى مركبات عضوية بداخله .

ومن المعروف جيدا أن معظم الفطريات هوائية حتمية obligate aerobs وتحتاج على الأقل لبعض جزيئات الأكسجين الحرة فى الجو المحيط . ووجد أن الفطريات عموما تنمو على أو بالقرب من سطح طبقاتها التحتية (مثل الأغذية كاللحوم ، الجبن ، خشب الأشجار الحية ، أو التربة) ولكنها عزلت أيضا من طبقات تحتية منزوع منها الهواء . وسوف تفشل فطريات عديدة لأن تنمو فى مزارع إذا لم يكن الأكسجين الجزيئى حرا ومتاحا . ويقاس ضغط الأكسجين فى الفضاء طبيعيا ك ١٦٠ ملليمتر زئبق ، ولكن بعض الفطريات تنمو جيدا فى كميات متناهية الصغر من الأكسجين (قليلة لدرجة تصل إلى ١٠ إلى ٤٠ ملليمتر زئبق) . وهذه القابلية الواضحة والملائمة لمدى واسع من الأكسجين المتاح ربما تشير إلى أن تغير الأكسجين فى الطبيعة ليس عاملا محددًا للنمو الفطرى (Tabak and Cooke, 1968 a) . وبعض الفطريات لا هوائية إختياريا facultative anaerobs وهى لاتستطيع البقاء فقط فى غياب الأكسجين القياسى ولكنها أيضا تنمو وتتجرثم تحت مثل هذه الظروف . والفطريات اللاهوائية إختياريا يمكنها إستخدام الأكسجين المرتبط بالإضافة إلى الأكسجين الجزيئى الحر الجوى . وتستطيع الفطريات اللاهوائية إختياريا البقاء فى بيئات عديدة ذات مستويات أكسجين قليلة جدا ؛ وهذه تشمل طين البرك والينابيع الملوثة (Tabak and Cook, 1968 b) . ورغم أن عديد من البكتريا لاهوائية حتمية حيث لايمكنها أن

تنمو فى وجود الأكسجين الجزيئى الحر ، فإننا لانعرف أى فطريات لا هوائية
حتميا (Tabak and Cook, 1968 a) .

والإستهلاك الفعال لمركبات الكربون أو النيتروجين كمصادر غذائية قد يتأثر
بكمية الأكسجين المتاحة فى الجو . فعلى سبيل المثال ، فى الجو الهوائى ،
يستطيع الفطر *Mucor rouxii* من إستهلاك نوعيات مختلفة من مصادر الكربون
والأحماض الأمينية للنمو ، ولكنه تحت الظروف اللاهوائية يستهلك الهكسوزات
فقط كمصدر كربونى . ويستخدم - بفقر - الأحماض الأمينية كمصدر
نيتروجينى (تخدم أيونات النترات أو الأمونيوم كمصدر نيتروجينى أفضل تحت
الظروف اللاهوائية) . وعدم توفر الأكسجين يزيد أيضا الإحتياج إلى المواد
الغذائية فى الفطر *M. rouxii* ويقلل النمو (Bartnicki-Garcia and Nickerson, 1962).
وبنفس الطريقة ، يمكن تحسين نمو العديد من الفطريات تحت الظروف
اللاهوائية بإضافة البيوتين والثيامين (Tabak and Cooke, 1968 b) أو
مستخلص الخميرة للبيئة (Deploey and Fergus, 1975) . ويحتوى الهواء
الجوى عادة حوالى ٠.٣ ٪ ثانى أكسيد الكربون ، ولكن تركيزات عالية من ثانى
أكسيد الكربون الناتجة من التنفس الخلوى يمكن تجمعها فى أوانى المزارع
المغلقة بإحكام أو فى الطبيعة . والبيئات الطبيعية التى توجد بها مستويات عالية
من ثانى أكسيد الكربون تنتج غالبا من تنفس خلايا مختلف الكائنات مرتبطة مع
التهوية الفقيرة . وتشمل هذه البيئات المياه الآسنة ومياه البرك والمستنقعات حيث
تنتشر البكتريا والأنسجة الخشبية لنبات عائل حيث يتجمع ثانى أكسيد الكربون
المنتج بالنبات العائل . والفطريات عموما يثبط نموها بتركيزات من ثانى أكسيد
الكربون أكثر من ١٠ - ١٥ ٪ ولكن كمية ثانى أكسيد الكربون التى يمكن تحملها

تختلف بين الفطريات . فالفطرين *F. eumartii* , *Fusarium oxysporum* ، اللذان ينموان تحت الظروف الجوية الطبيعية ، يمكنها تحمل تركيز ثانى أكسيد الكربون يصل إلى ٣٥ ٪ (Hollis, 1948) . وبعض الفطريات التى تستوطن الماء الآسن يمكنها أن تتحمل تركيزات أعلى من ثانى أكسيد الكربون . وكمثال لهذه الفطريات *Aqualinderella fermentans* ، أحد أفراد الفطريات البيضية . ينمو الفطر *A. fermentans* نموا فقيرا تحت الظروف الجوية الطبيعية ، ولكن نموه يتحسن بالفعل عندما يزداد تركيز ثانى أكسيد الكربون إلى ٢٠ ٪ ، ويمكنه تحمل تركيز يصل إلى ٩٩ ٪ (Emerson and Held, 1969) . ويشذ الفطر *A. fermentans* لأنه يحتاج فعلا لثانى أكسيد الكربون لنموه الأمثل . وإضافة لما سبق ، فإن هذا الفطر يمكن أن ينمو فى غياب الأوكسجين الجوى .

ونمو الفطريات يثبط أحيانا بالغياب الكامل لثانى أكسيد الكربون أو بتركيزات الأوكسجين الأكثر كثيرا عن تلك الموجودة طبيعيا فى الجو (Tabka and Cooke, 1968 a) .

ومن خصائص الجو الأخرى أنه قد يحتوى على مركبات عضوية طيارة (عادة) . والمعروف أن الفطريات تنتج نوعيات عديدة من نواتج الأيض العطرية ، متضمنة الكحولات ، الألهيدات ، ومركبات عضوية أخرى مثل الكومارين . ونواتج الأيض العطرية تنتج فى الطبيعة بواسطة النباتات الراقية ، البكتريا ، والأكتينومييسيتات . وتتجمع المواد الطيارة إما فى أوعية المزارع المغلقة أو فى أوساط رديئة التهوية . وللمواد الطيارة تأثيرات إما تثبيطية أو تشجيعية على نمو وتكاثر الفطريات : ويتوقف اختلاف التأثيرات على نوع وتركيز المادة الطيارة وكذلك نوع الفطر . وقد شوهد تشوه الخيوط الفطرية والجدر الخلوية السميكة

الفطريات - الجزء الثانى

غير الطبيعية فى بعض الفطريات التى عرضت للمواد العطرية المنتجة بواسطة البكتريا (Moore-Landecker and Stotzky, 1973). ومن المحتمل أن معظم هذه المركبات الطيارة يظهر تأثيرها على الفطر بواسطة تنظيم الأيض الداخلى وليس بعملها كمادة غذائية (Fries, 1973).

الفصل الثانى

الأيض (التحولات الغذائية)

Metabolism

درسنا فى الفصل السابق إمتصاص الغذاء والظروف الغذائية والبيئية التى تساعد على النمو . ولاينتهى مستقبل المواد الغذائية بهضمها المبدئى ودخولها إلى الخلية ، ذلك لأنها ستشارك فى عمليات التحول الغذائى (الأيض) فى الخلية . ومسارات التحول الغذائى من طرازين عامين : (١) مسارات الهدم Catabolic pathways التى تحطم مادة إلى صورها الأبسط (الهضم ، الذى نوقش فى الفصل السابق ، يعتبر أول تفاعل هدم) ، (٢) مسارات البناء anabolic pathways والتى من خلالها يتم تخليق مكونات الخلية . وتشمل العمليات التخليقية تكوين الكربوهيدرات ، البروتينات ، الليبيدات ، والبروتينات النووية الشائعة لجميع أشكال الحياه ، وكذلك بعض نواتج الأيض الفطرية المتخصصة . إنه أبعد من دائرة الضوء فى هذه المعالجة أن نتناول كل المسارات الأيضية المعروفة والتى تحدث فى الفطريات ، ولهذا السبب سيعطى الإهتمام لأيض الكربون ، النيتروجين ، والدهن .

أيض الكربون : Carbon Metabolism

التنفس : Respiration

تشقق الكائنات طاقة نافعة ومركبات وسطية للتخليق من أكسدة المواد فى عملية يطلق عليها مصطلح التنفس الخلوى cellular respiration . والمواد التى يحتفل أكسدتها بواسطة البكتريا ذاتية التغذية تشمل الأمونيا ، النيتريت ، والكبريت . والمادة التى تتأكسد بصورة شائعة بواسطة الفطريات ، النباتات ، والحيوانات هى الجلوكوز . وحيث أن الجلوكوز يتكسرفى عملية التنفس ، فيقال أيضا أنه هدم .

الأكسدة الحيوية : Biological Oxidation

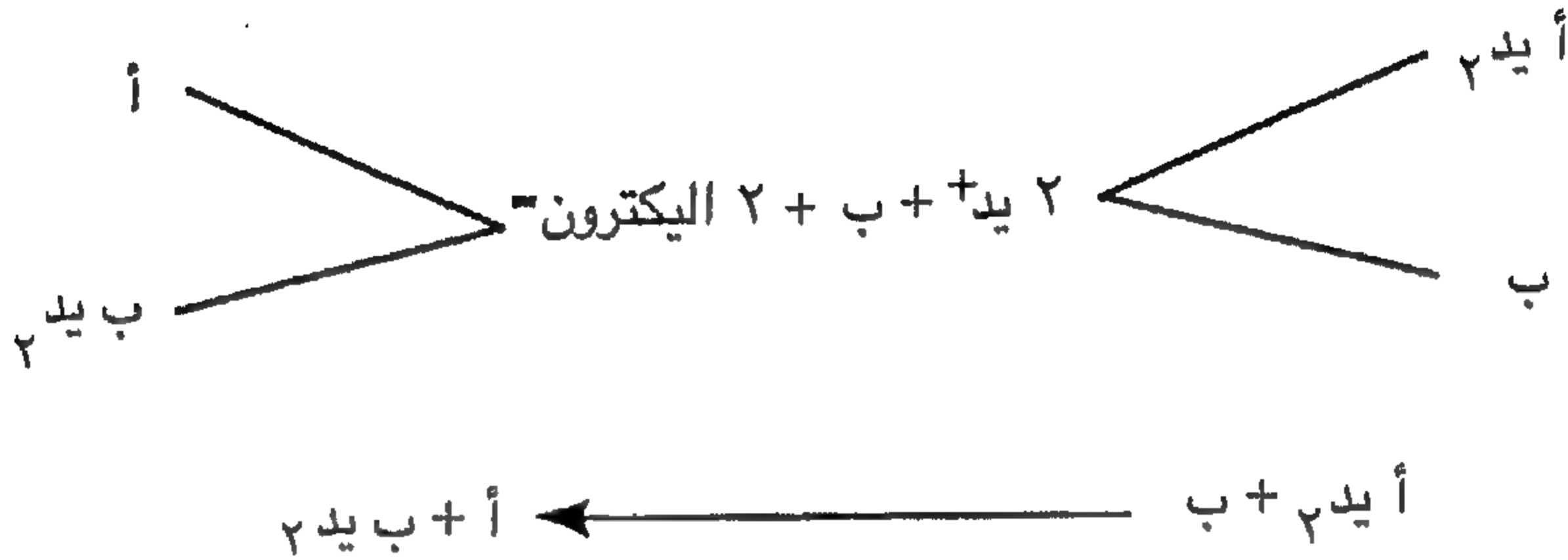
حيث أن التنفس الخلوى هو أساسا عملية أكسدة ، فيجب أن نأخذ فى الاعتبار ميكانيكية الأكسدة الحيوية . والأكسدة هى إزالة أو فقد اليكترونات من مادة (مادة أ ، على سبيل المثال) . ولا تستطيع هذه الإليكترونات أن تبقى حرة بل يجب أن تتحد بمادة أخرى (مادة ب) ، والتى تختزل . إذن فتفاعل الأكسدة يجب دائما أن يصاحب بتفاعل إختزال ، وفى هذه الحالات ، تكون الأكسدة مكافئة لنزع الهيدروجين . ولهذا السبب تكون المادة (أ) ، التى تأكسدت ، هى معطى للهيدروجين والمادة المختزلة (ب) هى مستقبل للهيدروجين . وتتابع الأكسدة - الإختزال يمكن تخطيطه كما يلى : أكسدة المادة أ يد_٢ (معطى الهيدروجين) :



وإختزال مادة (ب) (مستقبلة الهيدروجين) :



ويجمع هذين التفاعلين :



فالتنفس الخلوي ليس تفاعلا فرديا كما أشير عاليا ولكنه فضلا عن ذلك تتابع خطوات من تفاعلات أكسدة يحدث فيها مرور هيدروجين واليكترونات من مادة لأخرى .

إطلاق الطاقة : Energy Release

من أدوار التنفس الرئيسية إطلاق طاقة كيميائية من المادة المؤكسدة وجعل الطاقة متاحة للإسراع من تفاعل تخليقي آخر داخل الخلية . فالأكسدة تفاعل كيميائي ينتج عنه طاقة exergonic ، بمعنى أن طاقة تنطلق عندما تحدث الأكسدة . وتنطلق الطاقة في صورة كيميائية يمكن إستخدامها للسماح لتفاعل يحتاج لطاقة endergonic لأن يحدث . وتنطلق الطاقة أثناء التنفس في شكل أيونات الهيدروجين واليكتروناتها .

ويجب أن ترتبط أيونات الهيدروجين واليكترونات في مركب مختزل . ومن المركبات الهامة جدا في عملية الأكسدة المركب NAD المختزل (نيكوتين أدينين

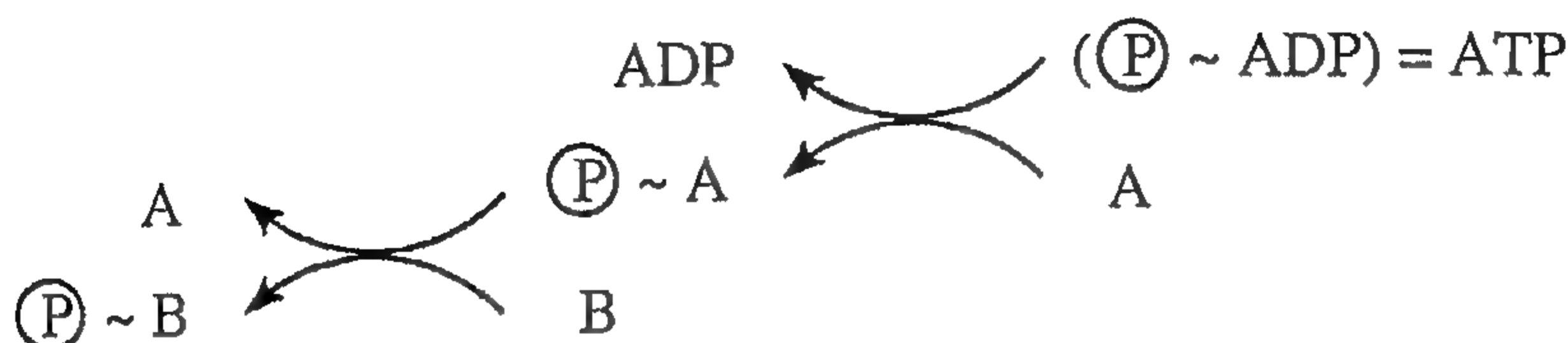
ثنائى النيوكليتيدة) ، أى $NADH_2$. وعند أكسدة $NADH_2$ ، تنطلق الطاقة وتعمل من تفاعل يحتاج طاقة :



ومثل هذا المزدوج التفاعلى يعتبر قنطرة فعالة لنقل الطاقة من تنفس إلى تفاعلات تحتاج إلى الطاقة داخل الخلية .

وبصورة أخرى ، لا يقود $NADH_2$ تفاعلا تخليقيا مباشرة ولكنه يبدأ تتابعا من تفاعلات أكسدة - إختزال خلال نظام السيتوكروم (ويسمى أيضا السلسلة التنفسية) . وأول مستقبل الهيدروجين والإليكترونات فى نظام السيتوكروم هو الفلاخين ، مرافق إنزيمى أصفر . والمستقبل التالى للهيدروجين والأليكترونات هى السيتوكرومات ، إنزيمات ذات مجموعة بروسيتيك الهيم ، وآخر مستقبل هو الأكسيجين . وبعض التفاعلات مطلقة الطاقة فى هذا التتابع يجعل من الممكن أن تتحد وحدة الطاقة ADP (أدينوزين ثنائى الفوسفات) مع فوسفات غير عضوى لتكون ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات) . ويتميز ATP بروابط طاقة عالية جدا تربط مجموعتين فوسفات إلى بقية الجزيء . وتمثل هذه الروابط مخزنا للطاقة ، والتى يمكن إستخدامها فى تفاعل يحتاج طاقة . وبذلك يعتبر ATP كطاقة سائلة فى الخلية ، مشابها كثيرا المال السائل فى مجتمعنا . إذن تخزن الطاقة الناتجة من التنفس داخل جزيء ATP : المحتمل أنه يتجول داخل الخلية وينفق هذه الطاقة لتفاعل يحتاج إليها . وعندما تنطلق الطاقة من جزيء ATP ، فإن جزيء P_i يدخل فى تفاعل محررا للطاقة التى تفصل مجموعة الفوسفات غير العضوى عالى

الطاقة ، تاركا خلفه جزئ ADP . وينتقل الفوسفات على الطاقة حينئذ إلى مركب جديد في تفاعل يحتاج طاقة معطيا إياه بذلك طاقة جديدة تدخل في تفاعلات أخرى . ويمكن تلخيص التفاعلات كما يلي :



The Final Hydrogen Acceptor : المستقبل النهائي للهيدروجين :

إن المادة الأخيرة المختزلة بواسطة أيون الهيدروجين والتي توجد في نهاية تتابع الأكسدة - الإختزال هي المستقبل النهائي للهيدروجين . ويحتمل أن يكون المستقبل النهائي للهيدروجين أكسجين جزيئي حيث يختزل إلى ماء . وإذا كان الأكسجين الجزيئي مطلوباً كمستقبل نهائي للهيدروجين ، يجب أن يتم التنفس الخلوي في وجود الأكسجين ويسمى تنفساً هوائياً aerobic respiration . وإذا كانت جزيئات أخرى هي المستقبل النهائي للهيدروجين وليست هناك حاجة للأكسجين ، لحدث التنفس اللاهوائي anaerobic respiration (التخمير fermentation) . ويلاحظ أن التنفس اللاهوائي يمكن أن يحدث سواء في وجود أو غياب الأكسجين .

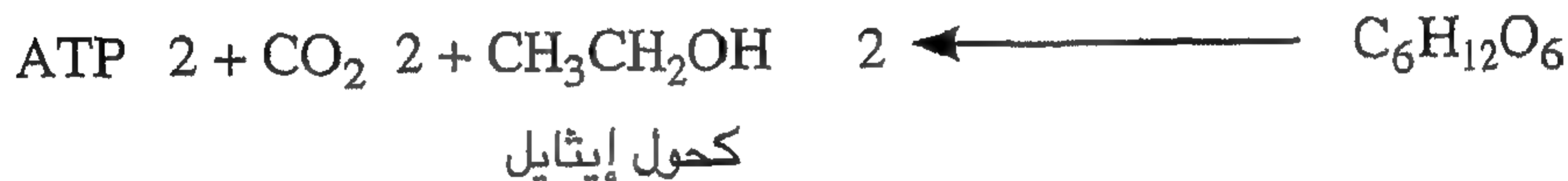
التنفس - العملية : Respiration - The Process

إن أكثر أشكال التنفس الخلوي حدوثاً هو الأكسدة الهوائية للجلوكوز ، الذي يمكن عرضه في التفاعل المبسط جداً التالي :



وتمثل هذه المعادلة مرحلتين كبيرتين : (١) الجليكوليسيز glycolysis ، أو تحويل الجلوكوز إلى حمض البيروفيك ، (٢) دورة حمض الستريك (دورة CA) حيث تتم أكسدة حمض البيروفيك إلى ثانى أكسيد الكربون والماء ، مستخدمة الأكسجين كمستقبل نهائى للهيدروجين .

وإذا كانت كمية كبيرة من الأكسجين ناقصة ، أو إذا كان التنفس اللاهوائى أكثر ملائمة ، لتغيرت الخطة السابقة . يحدث الجليكوليسيز ، ولكن تلعب مركبات وسطية من دورة الجليكوليسيز دور المستقبل النهائى للهيدروجين وتختزل هذه إلى نواتج نهائية أخرى . ومن أحد النماذج العامة لتفاعل التنفس اللاهوائى هو :



لاحظ أن الطاقة الناتجة من التخمر تكون أقل من تلك الناتجة من التنفس الهوائى لأن المنتج النهائى يكون غير كامل التأكسد ، أى لا يزال يخزن طاقة .

وتقسم مناقشة التنفس إلى (١) الجليكوليسيز ، (٢) نواتج التخمر النهائية ، (٣) دورة حمض الستريك (CA) .

الجليكوليسيز Glycolysis : الجليكوليسيز هو تحول الجلوكوز إلى حمض البيروفيك بأى مسار كيميائى حيوى . ومن المسارات الجليكوليزية الرئيسية المعروفة مسار إمدن - مايرهوف (EM) ، مسار الهكسوز أحادى الفوسفات

(HMP) ، اللذان يحدثان في الحيوانات ، النباتات ، البكتريا ، والفطريات .
ومسار (EM) هو شائع بصفة خاصة . وهناك مسار جليكوليزي ثالث هو مسار
إنتنر - دودوروف (ED) ، وهو معروف أساسا من دراسات الكيمياء الحيوية على
البكتريا . وتفصيل هذه المسارات توجد في أشكال ٢١ ، ٢٢ ، ٢٣ ، ٢٤ .

مسار إمدن - مايرهوف Emden - Meyerhof Pathway : يعتبر مسار EM
هو المسار الجليكوليزي الرئيسي في الفطريات ، وكذلك في معظم الكائنات
الأخرى ، وهو عادة يحدث في ٥٠ ٪ على الأقل من هدم الجلوكوز في بعض
الفطريات . ويحتمل أن يتم هدم بعض الجلوكوز عن طريق مسار متوافق آخر .
وفي قليل من الفطريات ، يحتمل أن يكون المسار EM ثانوي في الأهمية لأي من
المسارين HMP أو ED (Blumenthal, 1965) أو لا يوجد مطلقا كما في الفطر
Cldaiomyces fumago (Ramachandran and Gottlib , 1963) . ومسار EM
ينتج كمية بسيطة فقط من ATP ولكنه هام جدا لأنه ينتج معظم حمض البيروثيك
الذي يدخل في دورة حمض الستريك ويستطيع الإمداد بكميات كبيرة من ATP .

ويمكن لكل من مساري EM , HMP العمل تحت إما الظروف الهوائية أو
الظروف اللاهوائية ، ولكن مسار HMP يصبح أقل نشاطا في غياب الأكسجين
الحر . وتحت الظروف اللاهوائية ، يصبح مسار EM متزايد الأهمية ويرجع ذلك
إلى ضعف مسار HMP ويمكن أن يزداد بصورة كافية لهدم جميع جزيئات
الجلوكوز (Blumenthal, 1965) . وكما أشرنا في الفصل السابق ، تستطيع
بعض الفطريات أن تنمو تحت ظروف لاهوائية . وفطريات عديدة أخرى والتي
تحتاج ظروف هوائية لنموها تستطيع الإستمرار في التحول الغذائي تحت
الظروف اللاهوائية ، رغم احتمال أنها تكون غير قادرة على النمو أكثر . ذلك لأن
مسار HMP يكون ضعيفا عند مستويات الأوكسجين المنخفضة ، ويحتمل أن

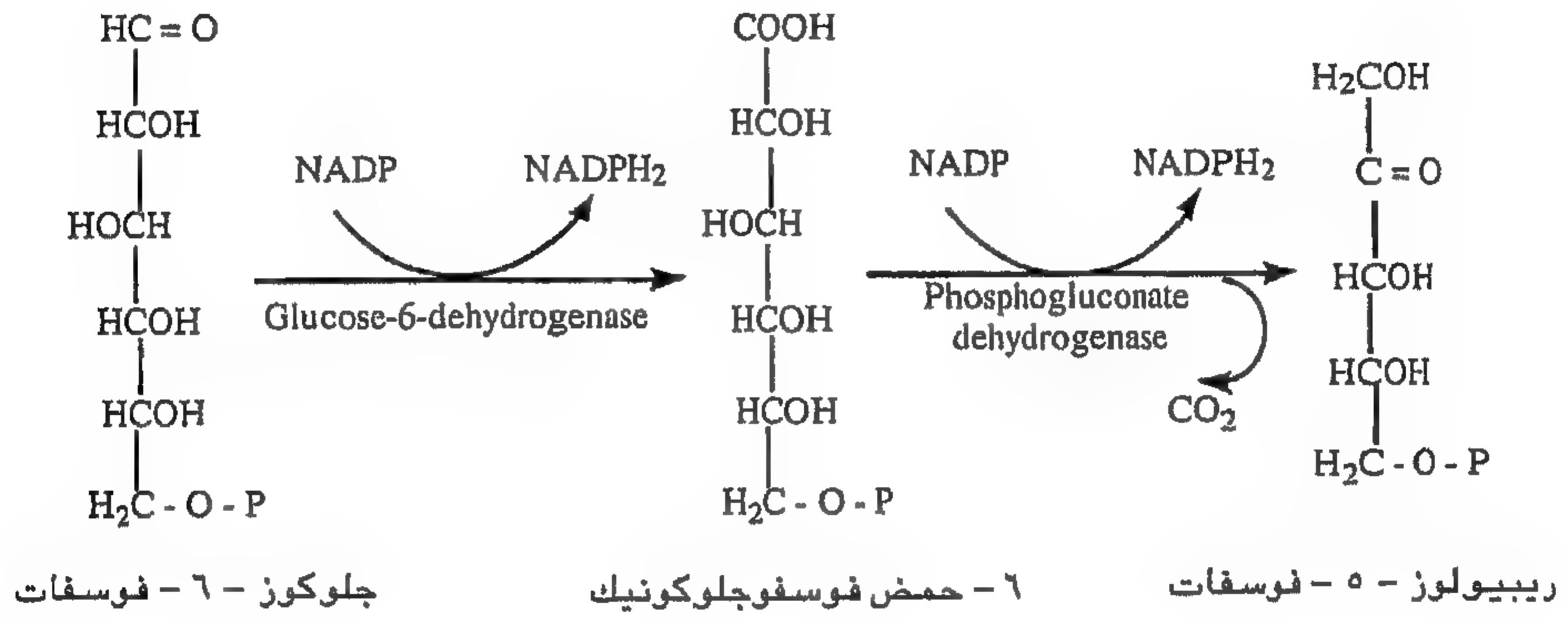
يكون مسار EM هو المسئول الرئيسى لتوفير إحتياجات طاقة الفطر فى هذه الظروف .

ومعظم الإنزيمات المطلوبة لمسار EM تعمل أيضا فى المسارين HMP , ED . وإنزيم واحد ، هو فوسفوفراكتوكينيز ، يعتبر الوحيد من نوعه مطلوبا لمسار EM . وإنزيم فوسفوفراكتوكينيز ، مثل بعض الإنزيمات التنفسية الأخرى ، يحتاج إلى الزنك لتخليقه . ولذلك فإن نقص الزنك يضعف من وظيفة مسار EM بينما يناسب مسار HMP (Blumenthal, 1965) .

مسار الهكسوزأحادى الفوسفات Hexose Monophosphate Pathway . إن الإنزيمات المطلوبة لإنجاز دورة HMP واسعة الإنتشار فى الفطريات ويحتمل أن تكون عامة . ووجود الإنزيمات ، على أى حال ، ليس إثباتا على أن مسار HMP يحدث . وتحدث دورة HMP فى عدد من الفطريات ، وعادة تنتج أقل من ٤٠ ٪ من الجلوكوز المهدوم ؛ وتحت الظروف اللاهوائية ، يتم هدم أقل من الجلوكوز المذكور عن طريق هذه الدورة . وتتضمن الأمثلة الخميرة *Candida utilis* ، التى تهدم ٤١ ٪ من الجلوكوز عن طريق مسار HMP تحت الظروف الهوائية ولكن ٤ ٪ فقط تحت الظروف اللاهوائية (Blumenthal , 1965) . والمستوى المنخفض نسبيا لتفاعلات HMP ربما يرجع بصورة عامة إلى الكميات المحدودة من NADP . وعلى أى حال فإن مسار HMP يحتمل أن يكون القاعدة الرئيسية للجليكوليسيز فى بعض الفطريات . فالخميرة *Rodotorula gracilis* تقوم بأىض ٦٠ ٪ إلى ٨٠ ٪ من جلوكوزها خلال دورة HMP وهى أيضا غير قادرة على الأيض تحت الظروف اللاهوائية (Suomalainen and Oora, 1971) .

الفطريات - الجزء الثاني

بواسطة NAD ، الذى يختزل إلى NADH_2 . ويكون هذا التفاعل مصحوبا بإضافة مجموعة فوسفات ثانية من حمض الفوسفوريك (H_3PO_4) . ويكون المركب الناتج هو حمض الجليسيرك ١ ، ٣ - ثنائى الفوسفات . تفقد مجموعة غنية الطاقة من حمض الجليسيرك ١ ، ٣ - ثنائى الفوسفات ويتكون جزئ من كل من ATP ، حمض ٣- فوسفوجليسيريك - . يتحول حمض ٢ - الفوسفوجليسيريك إلى حمض ٢- الفوسفوجليسيريك ، وينزع منه الماء عندئذ ليكون حمض فوسفواينول بيروفيك . تنتقل مجموعة الفوسفات الخاصة بـ حمض فوسفواينول بيروفيك بعد ذلك إلى جزئ ADP لتكون ATP وجزئ من حمض البيروفيك ، وهو الناتج النهائى لهذا التتابع . وكل من الخطوات عالية يحكمها إنزيم متخصص . ومعادلة التفاعل المضبوطة هى :



شكل (٢٢) : الوضع الأول لتفاعلات مسار HMP ، التأكسدى . ومثل مسار EM ، يبدأ مسار HMP بالجلوكوز وفسفرة الجلوكوز لتكوين جلوكوز - ٦ - فوسفات . عادة يتأكسد جلوكوز - ٦ - فوسفات إلى حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك عن طريق إزاحة الأليكترونات التى يستقبلها NADP (نيكوتين أميد أدينين فوسفات ثنائى النيوكليتيده) . يتأكسد حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك بواسطة جزئ ثان من NADP ، وتزاح ذرة الكربون الأولى (فى الوضع ١ - ٢) كثنائى أكسيد كربون ، تاركة مركبا وسطيا من ٥ ذرات كربون ، هو ريبولوز - ٥ - فوسفات . يكمل تتابع التفاعلات عالية بالصورة التأكسدية حيث يتولد NADPH_2 ويصبح متاحا كمعطى للهيدروجين . والصورة الثانية لمسار HMP تكون غير تأكسدية ، متكونة من سلاسل معقدة من إعادة الترتيبات تعرض فى شكل ٢٣ .

وليس مسار HMP ببساطة هو قاعدة بديلة لحمض البيروفيك ولكنه يكمل أدوارا حقيقية هامة فى الخلية . فمسار HMP هو منبع التخليق الحيوى للسكريات الخماسية (البنتوزات) ، المطلوبة لتخليق الأحماض النووية . وعلى

عكس $NADH_2$ ، الذى يتولد من مسار EM ، فإن $NADPH_2$ ، المتكون من مسار HMP لا يولد ATP خلال نظام السيتوكروم . ولهذا السبب يحدث إنطلاق الطاقة خلال الجليكوليسيز الهوائى من دورة EM فقط . والدور الأساسى لجزيئات $NADPH_2$ تتمثل فى وظيفتها كمعطيات للهيدروجين ، مما يتيح إختزال مركبات أخرى . وتشمل هذه التفاعلات تخليق الأحماض الدهنية ، الجليكوجين ، وحمض الجلوتاميك . وبالنظر إلى دور $NADPH_2$ فى التخليق ، لا يكون من المدهش أن كمية الجلوكوز . المهدومة بواسطة مسار HMP ترتبط بأطوار النمو . فبعض الإنزيمات الخاصة بمسار HMP (وأىضا بدورة حمض الستريك) لا توجد فى جراثيم فطر التفحم *Ustilago maydis* حتى ١٢ ساعة بعد إنباتها (Gottlieb and Caltrider, 1963) . ونموذجيا تكون دورة HMP أكثر نشاطا فى الخلايا النامية عنها فى الخلايا فى طور الراحة . فعلى سبيل المثال ، تهدم خلايا الفطر *Candida utilis* ٤٠ ٪ من الجلوكوز عن طريق دورة HMP ، وتزداد هذه القيمة إلى ٥٠ ٪ فى الخلايا نشطة النمو . وقد لوحظت زيادة مماثلة للفطرين الأسكيين القارورين *Neurospora crassa* , *Claviceps purpurea* (Blumenthal, 1965) .

وكما فى مسار EM ، ينتج مسار HMP جليسرالدهيد - ٣ - فوسفات ، فراكتوز - ٦ - فوسفات . وأى من هذين المركبين الوسيطيين الشائعين فى كل من المسارين يمكن أن يغير إتجاهه ليدخل فى مسار أو آخر ، بصرف النظر عن المسار الذى انتجها أصلا .

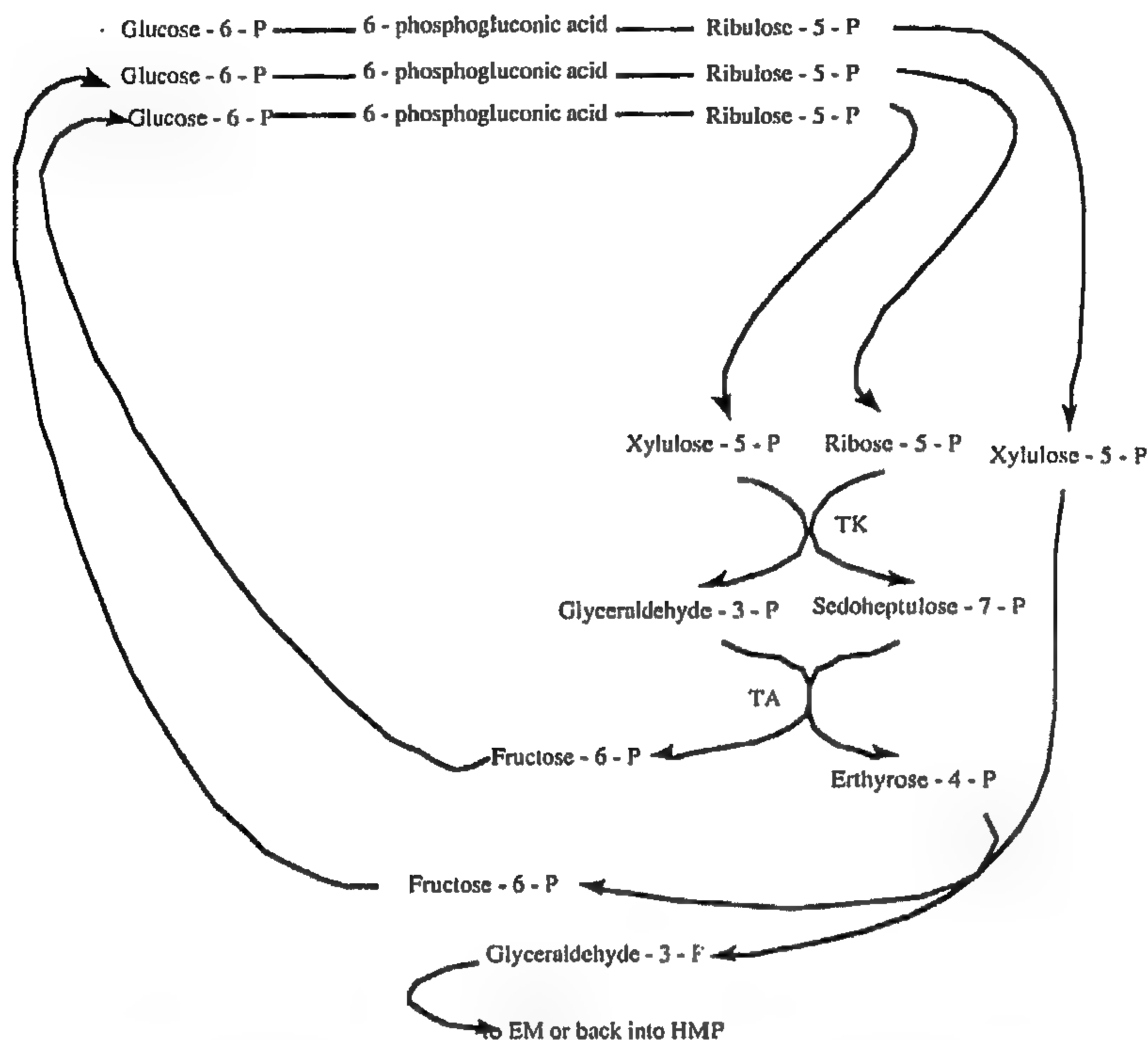
مسار إنتنر - دودوروف فى الضطريات : Entner-Doudoroff pathway in fungi

يعتبر مسار ED بالمقارنة نادرا فى الطبيعة وقد لوحظ فقط فى بعض البكتريا السالبة لصبغة جرام وفى فطريات قليلة . وتقرر مسار ED معدل ليكون المسار

الرئيسى للجليكوليسيز فى الفطر *Caldariomyces fumago* ، حيث يكون مسار HMP أقل أهمية . وفى الفطر *C. fumago* ، فإن المسار الطبيعى من الجلوكوز إلى حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك خلال مركبات وسطية فوسفورية (جلوكوز - ٦ - فوسفات) لا يكون متبعا ، ولكن مسارا آخر يحدث من الجلوكوز إلى حمض ٢ - كيتوجلوكونيك ثم إلى حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك (Ramchandran and Gottlieb, 1963) . والمسار الجليكوليزى الوحيد فى جراثيم فطر التفحم *Tilletia caries* هو مسار ED ، رغم أنه يستبدل بمسارى HMP ، EM فى الميسليوم (Newburgh and Cheldlin, 1958) .

ومن هذه التقارير المحدودة عن دورة ED فى الفطريات ، يتضح أن هذا المسار قليل الأهمية للفطريات بصفة عامة ، سوافى وجوده أو فى كمية الجلوكوز المهدومة عن طريق هذه القاعدة ، وحتى Cochrane (1976) يسأل ما إذا كانت دورة ED تحدث فى الفطريات أم لا ، حيث أنه يتمسك بأن معظم العلامات الواضحة مطلوبة .

التخمير Fermentation : إن حمض البيروفيك ، أحد المركبات الوسطية للجليكوليسيز أو المنتج النهائى لهذه الدورة ، يمكن أن يخدم كمستقبل نهائى للهيدروجين . وتسمى هذه العملية الإختزالية اللاهوائية بالتخمير وتصل ذروتها بإنتاج مركبات مثل كحول الإيثايل ، الجليسرول ، وحمض اللاكتيك . ويمكن أن يحدث التخمير تحت الظروف الهوائية ، حيث تتم أكسدة حمض البيروفيك عن طريق دورة حمض الستريك الهوائية ، ولكنه دائما تلائمه الظروف اللاهوائية حيث لا تحدث منافسة مع دورة حمض الستريك الهوائية على حمض البيروفيك (ومن المهم إعادة التذكير بأن كل الفطريات تقريبا كائنات هوائية ولا تستطيع النمو

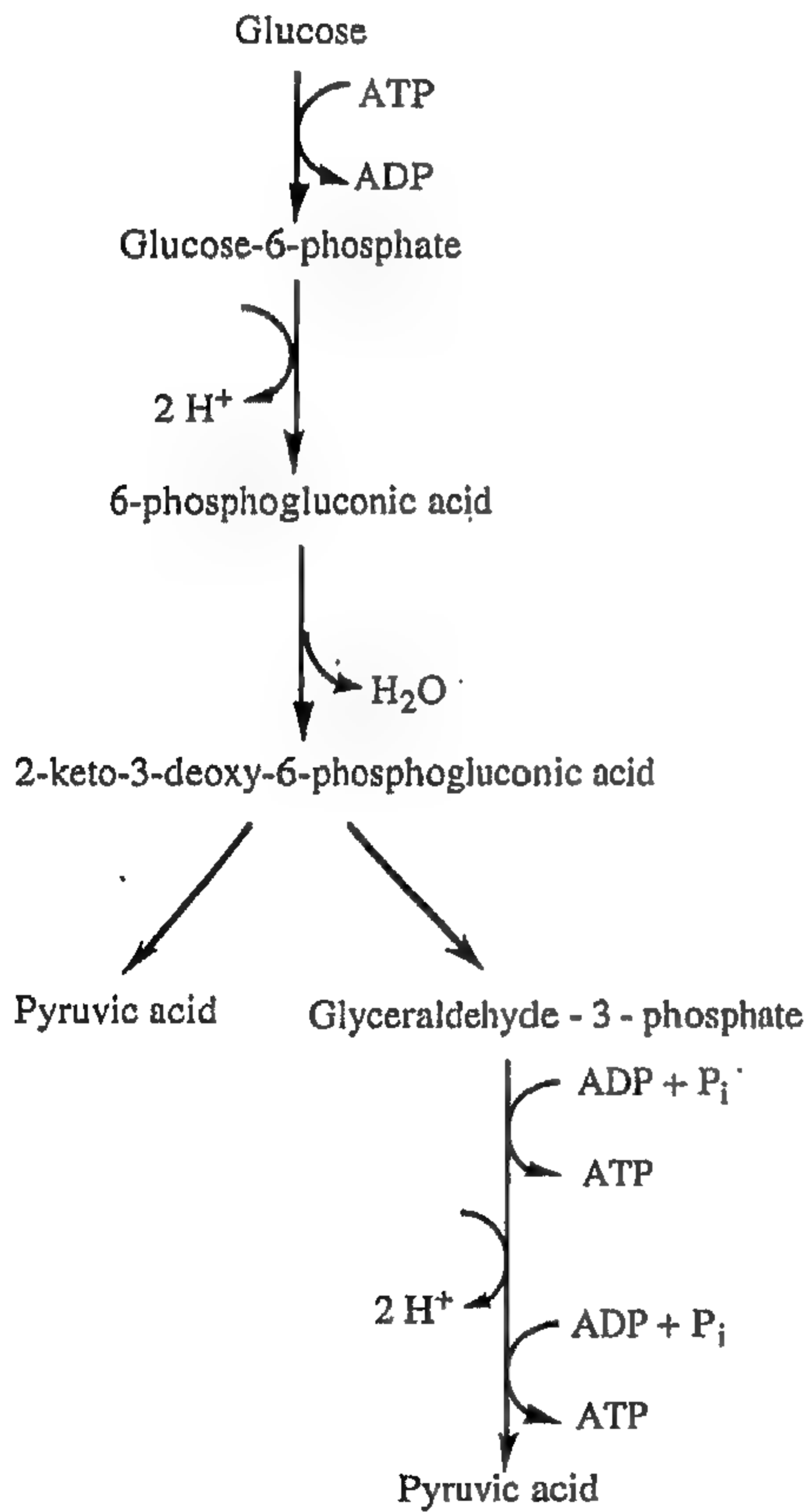


شكل (٢٣) : مسار HMP . تحولات جلوكوز - ٦ - فوسفات إلى ريبولوز - ٥ - فوسفات تكون تأكسدية (أنظر النص) . تبدأ المرحلة اللاأكسدية بالتحول الإنزيمي للريبولوز - ٥ - فوسفات إلى ريبوز - ٥ - فوسفات وزيلوز - ٥ - فوسفات . ينقل إنزيم ترانسكيتوليز مجموعة جليكوالدهيد نشطة (-CH₂OH - C) من زيلوز - ٥ - فوسفات إلى ريبوز - ٥ - فوسفات ، منتجا بهذه الطريقة مركبا وسطيا من ٧ ذرات كربون (سيدوهبتيلولوز - ٧ - فوسفات) ومركب من ٣ ذرات كربون (جليسرالدهيد - ٣ - فوسفات) ، وفي تفاعل مماثل ، يفصل إنزيم ترانس ألدوليز مجموعة أسيتون ثنائي الهيدروكسي (H₂COH - CO - H₂COP) من سيدوهبتيلولوز - ٧ - فوسفات (تاركا خلفه سكرا سداسيا ، اريثروز - ٤ - فوسفات) وينقلها إلى الجليسرالدهيد - ٣ - فوسفات ، منتجا جزيئا من فراككتوز - ٦ - فوسفات (سكر سداسي) . وتفاعل ثانى للترانسكيتوليز يحول زيلوز - ٥ - فوسفات إلى جليسرالدهيد - ٣ - فوسفات واريثروز - ٤ - فوسفات إلى فراككتوز - ٦ - فوسفات . وجزيئات فراككتوز - ٦ - فوسفات يمكنها أن تتحول مباشرة إلى جلوكوز - ٦ - فوسفات وتدخل الدورة ثانية ، في حين جليسرالدهيد - ٣ - فوسفات يمكن أن يغير اتجاهه إلى مسار EM أو يدخل جزيئين من جليسرالدهيد - ٣ - فوسفات في تفاعل ترانس ألدوليز ليعطيا جزيئا آخر من فراككتوز - ٦ - فوسفات . والتفاعل الكلى يكون :



تحت الظروف اللاهوائية رغم أن الخلايا التى سبق تكوينها تستطيع البقاء فى غياب الهواء) .

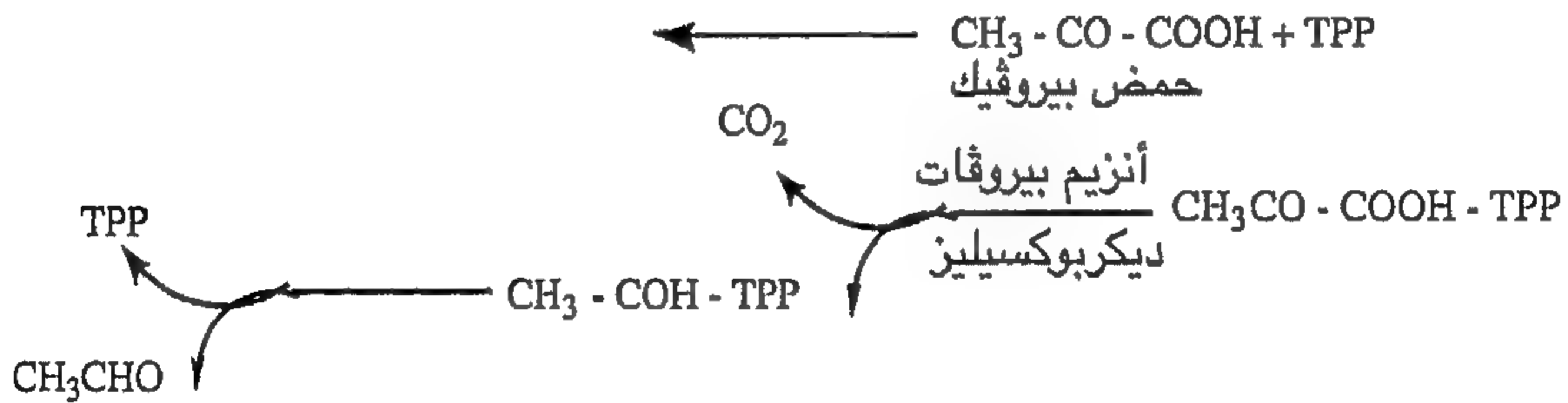
وقد اعتقد طويلا أن مسار EM هو المسار الوحيد الذى يتوافق مع نواتج التخمر ، ولكن حمض البيروفيك الذى يختزل فى التخمر ، يمكن أيضا أن يشتق من مسارى HMP أو ED . ومسار EM هو المسار الجليكوليلى الكبير لمعظم الفطريات ولهذا السبب يعتبر مصدر الكميات الكبيرة لنواتج التخمر المتكونة نهائيا .



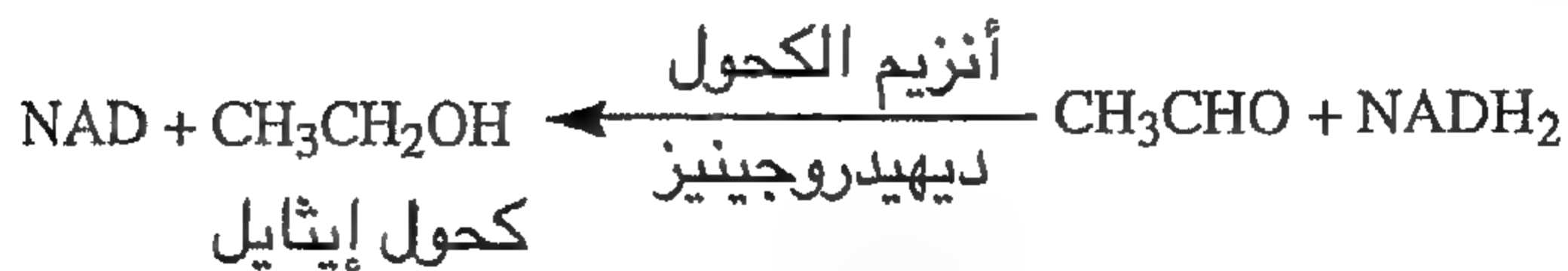
شكل (٢٤) : مسار أنتنز - دودوروف . مثل مسار HMP ، يبدأ مسار ED بفسفرة الجلوكوز إلى جلوكوز - ٦ - فوسفات وأكسده إلى حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك . يتم نزع الماء من حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك ليعطى مركبا وسطيا (حمض - ٢ - كيتو - ٣ - ديوكسى - ٦ - فوسفوجلوكونيك) الذى يتجزأ إلى حمض البيروفيك وجليسيرالدهيد - ٣ - فوسفات . ويمكن أن يتحول جليسيرالدهيد - ٣ - فوسفات إلى حمض بيروفيك إضافى ، يرتبط هذا التحول بتكوين جزيئين ATP من جزيئين ADP ومجموعات فوسفات غير عضوى . وتوجد حصيلة لجزئ ATP واحد لكل جزئ جلوكوز يهدم (جزئ ATP واحد استخدم فى فسفرة الجلوكوز) .

التخمير إلى كحولات Fermentation to Alcohols : يعتبر كحول الايثايل أكثر المنتجات التخمرية تجاريا . وقد سهل فهم التخمير إلى كحول أصلا في خميرة *Saccharomyces cerevisiae* ، ولا يزال هذا الكائن هو أهم مصدر للكحول الصناعي (أنظر الفصل الثامن) . وتنتج فطريات عديدة كحول الايثايل ، متضمنة الفطرين الزيجيين *Mucor* , *Rhizopus* ؛ الفطرين الأسكيين *Ashbya* , *gossypii* , *Neurospora crassa* ؛ والفطريات الديتيرية *Penicillium* , *Aspergillus* , *Fusarium* وغيرها (Cochrane, 1958) .

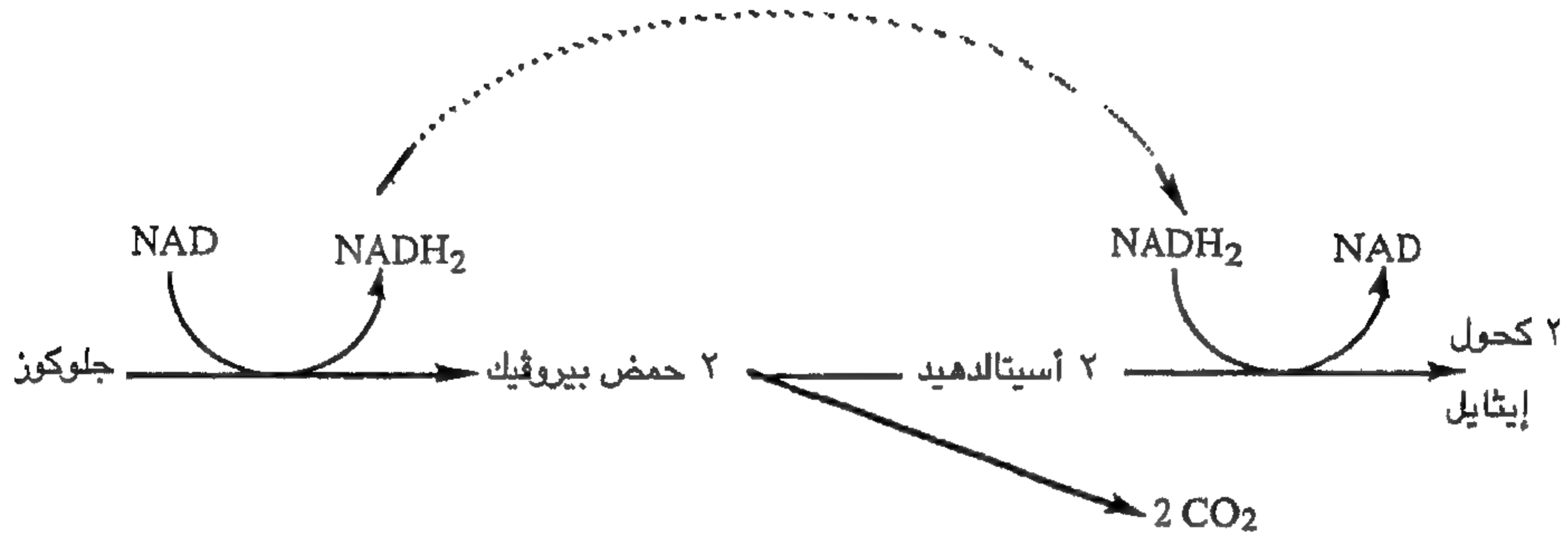
ويبدأ تكوين كحول الايثايل (شكل ٢٥) بإتحاد حمض البيروفيك مع مرافق إنزيمي ، ثيامين ثنائي الفوسفات (TPP) ، لتكوين معقد بيروقات نشط على سطح إنزيم بيروقات ديكربوكسيليز . تنزع مجموعة الكربوكسيل من هذا المعقد لتنتج معقد أستيالدهيد نشط ، الذي يتكسر ليعطى أستيالدهيد (Holzer and TPP) (Beaucamp, 1961) . ويمكن تلخيص التفاعلات طبقا لـ (Wilkinson and Rose, 1963) .



يختزل الأستيالدهيد إلى كحول إيثايل ، بإستقباله أيونات هيدروجين من NADH_2 بواسطة إنزيم الكحول ديهيدروجينيز :



وإذا كان مسار EM مستخدماً للإمداد بحمض البيروفيك ، فإن $NADH_2$ المطلوب عاليًا يمكن توفيره من هذا المسار . ويعطى ملخص عام لهذا التفاعلات في شكل ٢٥ .



شكل (٢٥) : التخمر إلى كحول الإيثايل .

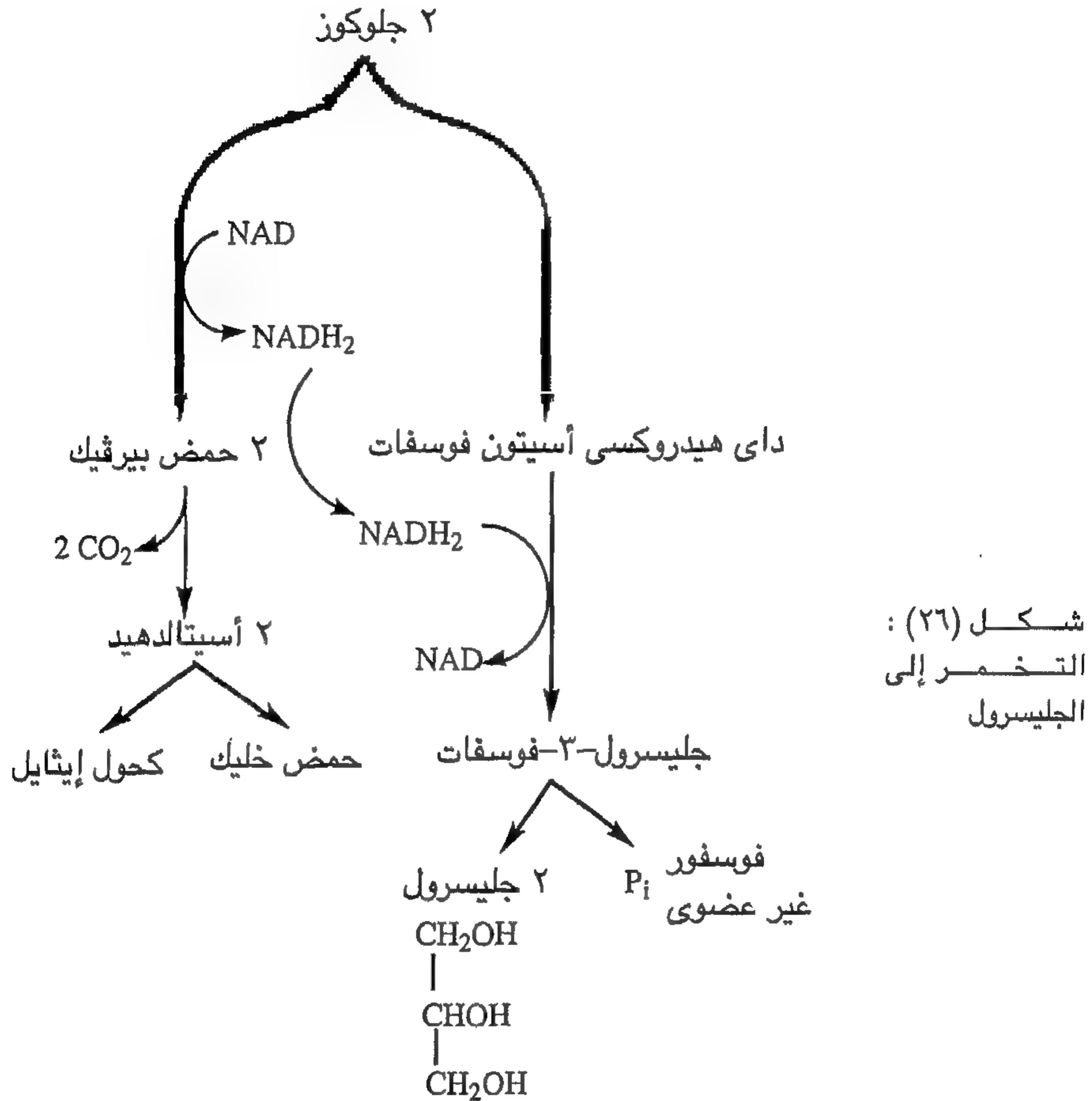
التخمر إلى الجليسرول والكحولات عديدة الهيدريك الأخرى

Fermentation to Glycerol and Other Polyhydric Alcohols

تحت الظروف القلوية ، تنتج الخميرة *Saccharomyces cerevisiae* الجليسرول . يختزل جزء من فوسفات أسيتون ثنائي الهيدروكسي الناتج في مسار EM بواسطة $NADH_2$ إلى جليسرول - ٣ - فوسفات ، الذي ينزع منه الفوسفات فيعطى الجليسرول . وينتج عن هذا الإختزال نقص في $NADH_2$ المتاح لاختزال الأسيتالدهيد . وبالإضافة إلى تجمعه ، يدخل الأسيتالدهيد في التحول إلى خليط من كحول الإيثايل وحمض الخليك (شكل ٢٦) .

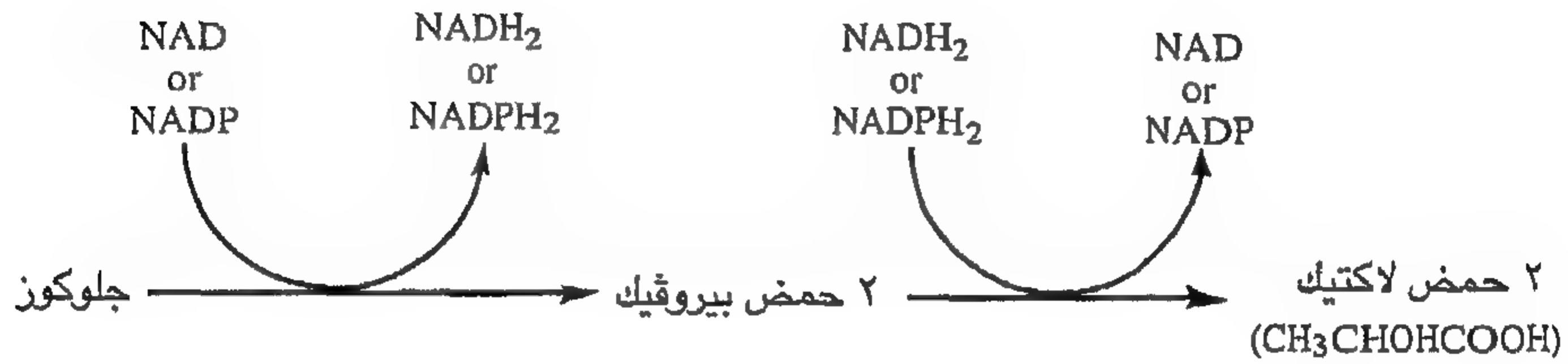
وهناك عدد من الخمائر القادرة على النمو في وجود تركيزات عالية من المواد

الكربوهيدراتية تقوم بتحويلات مماثلة في غياب الظروف القلوية . وتكون هذه الخمائر كحولات عديدة الهيدريك مثل أرابيتول ، إريثريتول ، ومانيتول .



التخمير إلى حمض اللاكتيك *Fernmentation to lactic acid* . تتحدد الفطريات التي تنتج حمض اللاكتيك في أفراد قسم الفطريات ذوات الأذنان وفي شكل - تحت قسم الفطريات الديتيرية «الناقصة» (Cochran, 1958) .

يحتمل أن يكون حمض اللاكتيك هو الناتج التخمرى الفردى أو يحتمل أن يظهر مع مركبات أخرى مثل كحول الإيثايل ، الأسيتالدهيد ، أو حمض السكسينيك . وإذا كان حمض اللاكتيك هو الناتج الفردى النهائى ، فإن إنتاجه يكون مماثلاً لإنتاج كحول الإيثايل . يختزل حمض البيروفيك بواسطة $NADH_2$ أو $NADPH_2$ ويتم ذلك بمساعدة إنزيم لاكتيك ديهيدروجينيز (شكل ٢٧) .



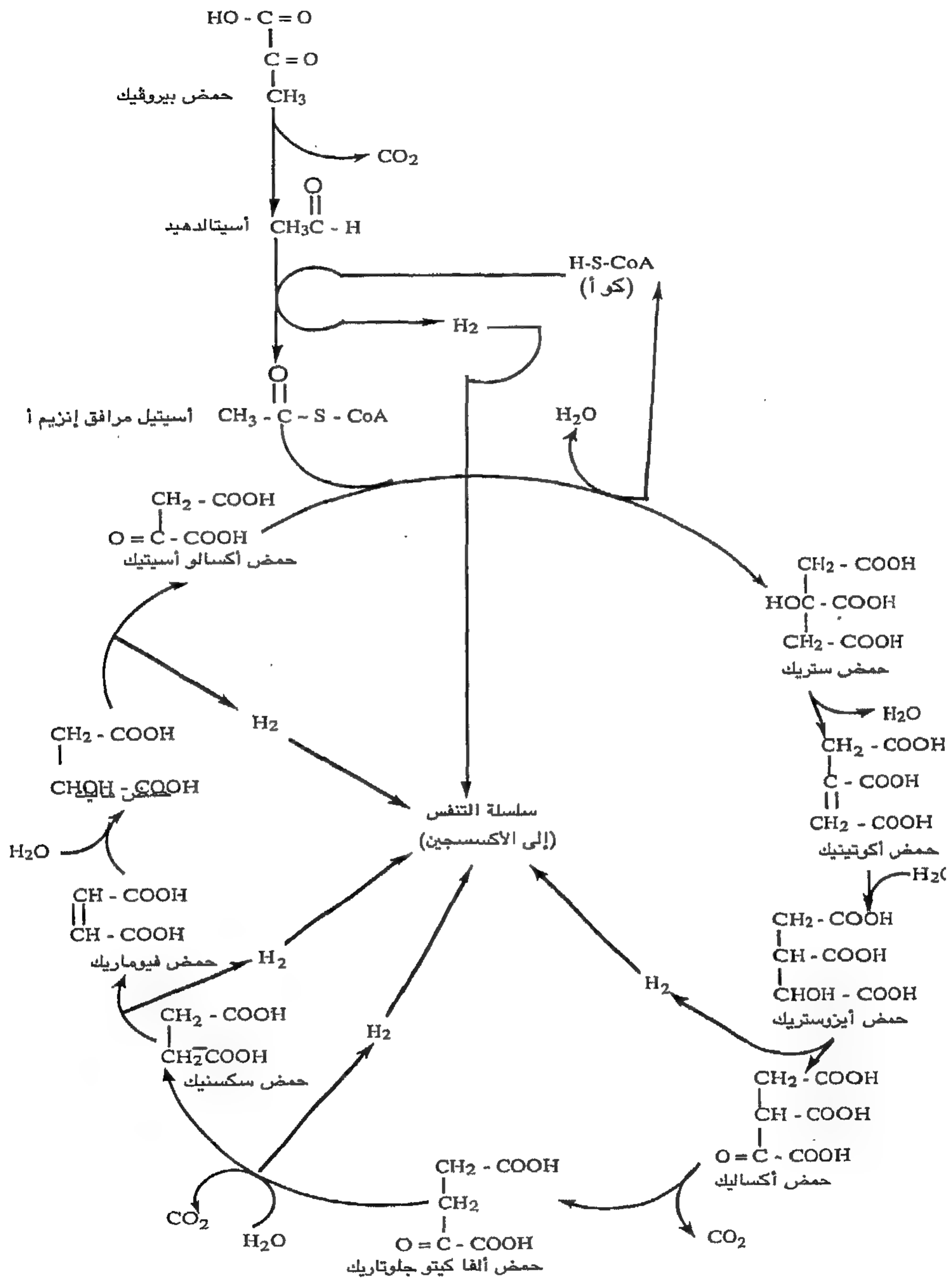
شكل (٢٧) : التخمر إلى حمض اللاكتيك عندما يكون حمض اللاكتيك هو المنتج النهائى الوحيد .

دورة حمض الستريك The citric Acid (CA) Cycle : دورة حمض الستريك

هى مسار هوائى ينتج عنها أكسدة كاملة لحمض البيروفيك إلى ثانى أكسيد الكربون والماء . وتعطى تفاصيل هذا المسار فى شكل (٢٨) . لقد عرف لعديد من السنوات أن دورة حمض الستريك تحدث فى الأنسجة النباتية والحيوانية ، ولكن التقنيات التى قدرت دورة حمض الستريك بنجاح فى النباتات والحيوانات فشلت فى الإشارة إلى وجودها فى الفطريات . وبهذا اعتقد أن دورة حمض الستريك غير موجودة فى الفطريات ، أو على الأقل نادرة الحدوث . وبعد محاولة قيمة تضمنت تقنية تكرير النواتج وبعد تطور التقنيات (خاصة استخدام النظائر المشعة) ، وجد أن إنزيمات دورة حمض الستريك والدورة ذاتها واسعة الانتشار بين الفطريات وأنها تحدث فى أمثلة كل مجموعة رئيسية . ولم يثبت حدوث دورة

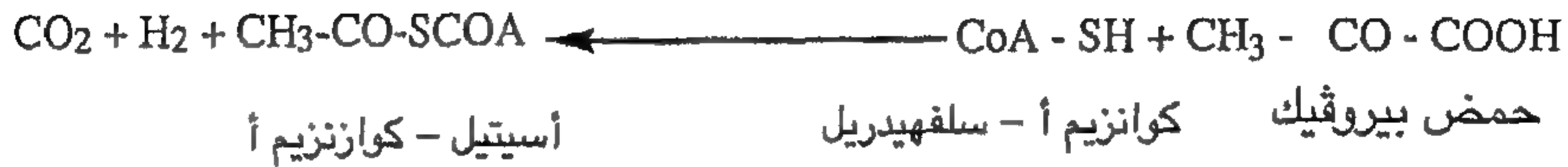
حمض الستريك فى عديد من الفطريات المدروسة ، ولكن يحتمل أن ذلك يرجع إلى أن التقنيات غير ملائمة وليس لغياب الدورة (Niederpruem, 1965) . وتظل الامكانية - على أى حال - أن دورة حمض الستريك لاتحدث فى كل الفطريات .

يحدث نزع مجموعة كربوكسيل من حمض البيروفيك ليترك استيالايد نشط من ذرتين كربون ، الذى يتحد مع كوانزيم أ ليكون استيل - كوانزيم أ . وأثناء تكوين أسيتيل - كوانزيم أ ، ينتقل أيونين هيدروجين والكترونين أولا إلى NAD ثم إلى نظام السيتوكروم بعد ذلك (سلسلة التنفس إلى الأكسجين) . والجزء الخلى (وحدتين كربون) من أسيتيل كوانزيم أ يرتبط عندئذ مع أكسالات حمض الخليك (حمض من ٤ ذرات كربون) ليكون حمض الستريك (حمض من ٦ ذرات كربون) ، المركب الأول فى دورة حمض الستريك . ينزع منه مجموعة كربوكسيل ليكون حمض ألفا كيتوجلوتاريك . ينزع جزئ من ثانى أكسيد الكربون وأيونين هيدروجين واليكترونين من حمض ألفا كيتوجلوتاريك . يستقبل أيون الهيدروجين والاليكترونين بواسطة NAD . يدخل جزئ ماء عند هذه المرحلة ، ويتكون الهيدروجين والاليكترونين بواسطة NAD . يدخل جزئ ماء عند هذه المرحلة ، ويتكون حمض السكسينك مع توافق توليد جزئ ATP . يتأكسد حمض السكسينك إلى حمض الفيوماريك بفقد أيونين هيدروجين واليكترونين إضافيين . والفلائين هو معامل التأكسد فى هذا التفاعل الأخير . يتحد حمض الفيوماريك مع جزئ ماء ليكون حمض الماليك . يتأكسد حمض الماليك عندئذ ، معطيا أيونين هيدروجين واليكترونين إلى NAD ومكونا حمض أكسالوأسيتك . يكون حمض أكسالوأسيتك هذا جاهزا للارتباط مع مجموعة أسيتات (خلات) نشطة أخرى ويبدأ الدورة ثانية .



شكل (٢٨) : تحول حمض البيروفيك إلى اسيتيل - كواينزيم أ ودورة حمض الستريك .

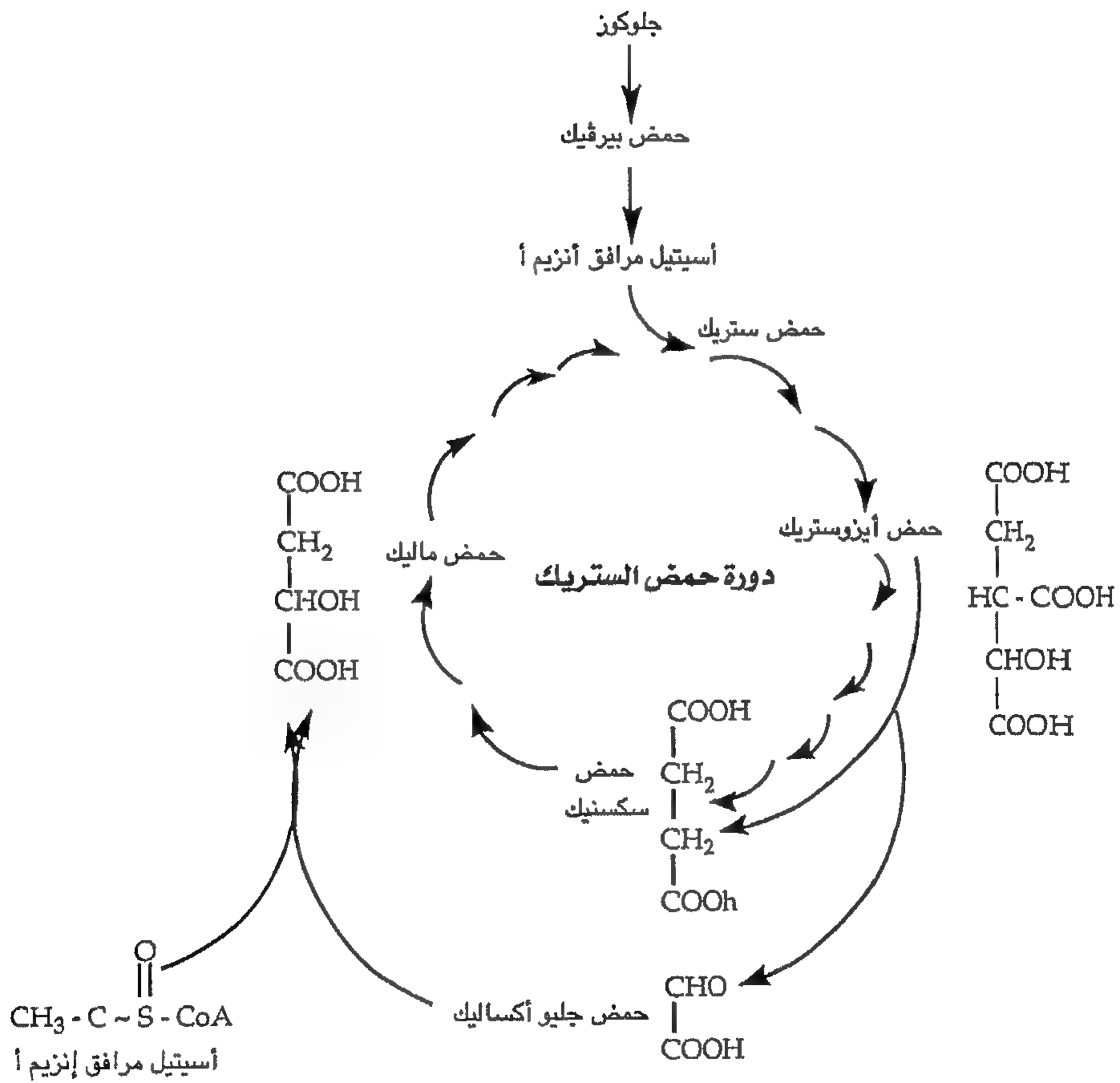
إذا لم تفقد أحد المركبات الوسيطة من دورة حمض الخليك ، فيمكن تلخيص التفاعلات فيما يلى :



ويستطيع عدد من البكتريا والفطريات استهلاك مركبات ذات ذرتين كربون (مثل الخلات وكحول الايثايل) كمصدر وحيد للكربون . ويمكن للخلات أن تدخل دورة حمض الستريك عن طريق الجليوأكساليك الجانبى (شكل ٢٩) . ينشق نظير حمض الستريك ، الذى تكون فى دورة حمض الستريك بإنزيم أيزوسترات ليز إلى حمض الساكسينيك والجليو أكساليك. يعود حمض الساكسينيك للدخول فى دورة حمض الستريك ، فى حين يتحد حمض الجليوأكساليك ذو ذرتى الكربون مع أسيتيل كوانزيم أ (ذرتين كربون) ، المشتق من الأسيتات، ليكونا حمض الماليك. ويتم تكثيف التفاعل الأخير باستخدام انزيم تخليق المالات. يدخل حمض الماليك بعد ذلك دورة حمض الستريك. ومن المحتمل دخول مركبات أخرى من ذرتين كربون فى دورة حمض الستريك بهذه الطريقة (Collins and Kornberg, 1960; Kornberg and Krebs, 1957; Kornberg and Madsen, 1957; Madsen , 1957; Niederpruem, 1965).

ويحتاج إلى أنزيمات إضافية ، والتي لم تتميز تماما ، للدورة الجانبية للجليوأكساليك (Casseiton, 1976) وكما سبق الذكر فى الفصل الأول ، فإن الانزيمات المطلوبة لدورة الجليوأكساليك الجانبية تكون موجودة داخل أجسام

دقيقة متخصصة (الجليوأكسيسومات) . والموضع الخلوى الذى تحدث فيه دورة الجليوأكساليك الجانبية غير معروف ، رغم أن دورة حمض الستريك تصاحب الميتوكوندريات .



شكل (٢٩) : المسار الجانبى للجليوأكساليك

أدوار دورة حمض الستريك فى الفطريات : Roles of the CA cycle in fungi

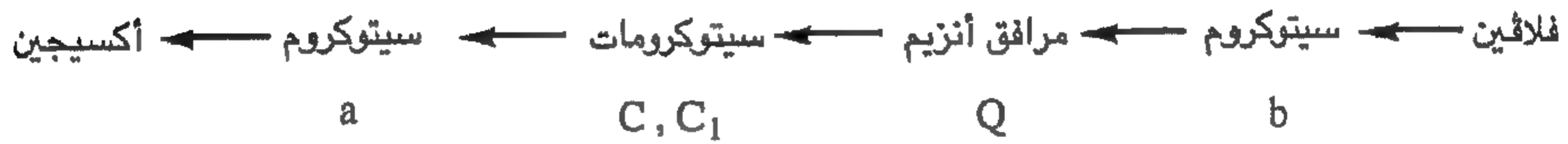
تخدم دورة حمض الستريك كمركز دوران حيث تلتقى عندها مسارات أيضية عديدة. وتخدم بعض المركبات الوسيطة لدورة حمض الستريك أيضا كمركبات وسيطة إما فى عمليات الهدم أو فى عمليات البناء لمركبات أخرى غير تلك الموجودة فى دورة حمض الستريك. فمثلا أستيل كوانزيم أ هو ناتج هدم من حمض دهنى ويمكنه أن يخدم أيضا فى تخليق أحماض دهنية جديدة . ولحمض ألفا كيتوجلوتاريك دور مماثل فى أيض الحمض الأمينى . (أيض الأحماض الأمينية والأحماض الدهنية سيذكر بتفصيل أكثر على الصفحات التالية) . وظهور المركبات الوسيطة الشائع فى تفاعلات الهدم وفى دورة حمض الستريك يسمح للنواتج المحطمة من عدد من المركبات بالدخول فى دورة حمض الستريك ، حيث يتم هدمها غذائيا بعد ذلك. ومن الأدوار غاية الأهمية لدورة حمض الستريك هو جعل المركبات الوسيطة متاحة والتي تخدم كمصادر جاهزة لتخليق المركبات العضوية .

تفقد المركبات الوسيطة من دورة حمض الستريك لتخليق مركبات أخرى ، ولكن لا تزال طبيعية الدوران مستمرة فى دورة حمض الستريك. فتثبيت ثانى أكسيد الكربون يجعل استمرارية دورة حمض الستريك ممكن العمل لأن التركيز المطلوب من مفتاح المركبات الوسيطة يكون ثابتا. ورغم أن ميكانيكيات مختلفة يمكن أن تعمل ، فيحتمل أن أكثرها أهمية فى الفطريات هى تلك التى يقوم فيها حمض البيروثيك بوظيفته جزئى مستقبلي حيث يستقبل مجموعة كربوكسيل فى وجود إنزيم بيروثات كربوكسيلز :



ويحتوى إنزيم بيروقات كربوكسيليز على البيوتين ، وأيون أحادى التكافؤ ، عادة K^+ (بو⁺) ، وأيون ثنائى التكافؤ مثل Mn^{2+} (من^{٢+}) أو Mg^{2+} (مغ^{٢+}) وهى مطلوبة للتفاعل السابق . وميكانيكية تثبيت ثانى أكسيد الكربون فى الفطريات تماثل عموما تلك التى تحدث فى أنسجة الثدييات (Casselton, 1976; Utter *et al.*, 1975)

إنتاج الطاقة Energy Production : يماثل نظام السيتوكروم فى الفطريات بصفة عامة ذلك الموجودة فى الثدييات ويتركب من التتابع العام التالى (أو يحتمل تتابعا موازيا جزئيا) :



وكل وحدة يمكنها أن تكون معقدا من السيتوكرومات ؛ فمثلا ، سيتوكروم a يمكن أن يقسم جزئيا إلى سيتوكرومات a ، 3a . والتركيب الدقيق لنظام السيتوكروم فى الفطريات متباين جدا . والسيتوكرومات المأخوذة من فطريات مختلفة عادة ذات صفات فيزيائية مختلفة ، كما يختلف تركيب مرافق انزيم Q بين الفطريات. ويمكن أن يختلف نظام السيتوكروم أيضا بين السلالات الوراثية أو إذا نمت نوع فردى تحت ظروف بيئية مختلفة - طفرة سيتوبلازمية («مستعمرة صغيرة» فرنسى "petite colonie") من خميرة وسلالات خميرة طبيعية نمت لا هوائيا أحتوت على سيتوكروم a₁ ، b₁ ، غير الموجودة طبيعيا ، ولكنها تفتقد إلى السيتوكرومات الطبيعية a ، b ، c (Lindenmayer, 1965) .

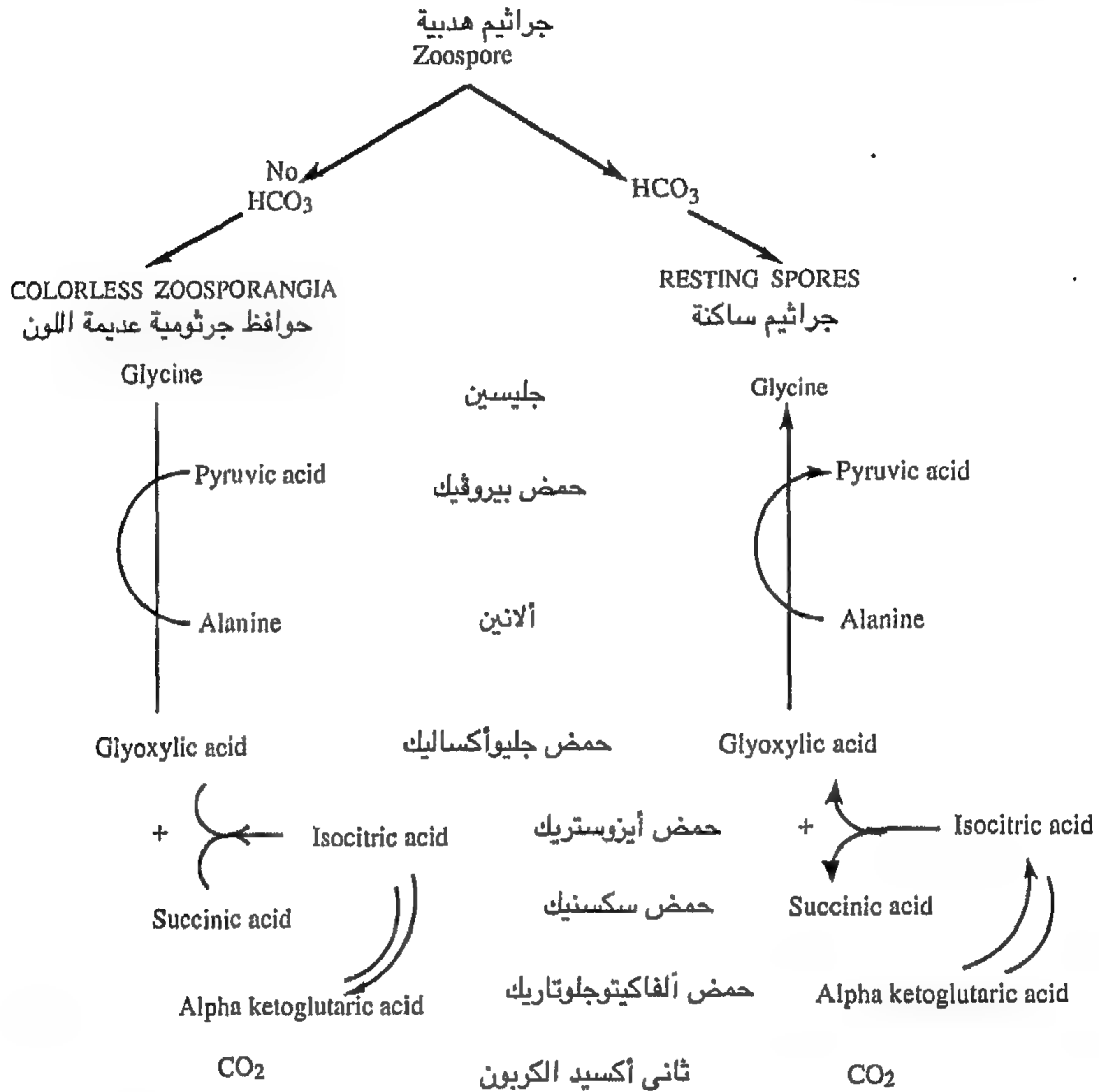
ومن الوظائف الهامة لدورة حمض الستريك هى امداد الكائن بالطاقة.

ويحدث ذلك أساسا بمرور أيونات الهيدروجين وإليكتروناتها على طول سلسلة السيتوكروم وتوليد ثلاثة جزيئات ATP لكل زوج من أيونات الهيدروجين. ويخزن كل مول من ATP حوالى ٧٠٠٠ كالورى (وحدة طاقة) . وتحويل جزئى من حمض البيروفيك إلى أسيتيل كوانزيم أ يطلق أيونين هيدروجين وإليكترونين ، والأكسدة الكاملة لأسيتيل كوانزيم أ واحد خلال دورة حمض الستريك تطلق ثمانية أيونات هيدروجين وإليكتروناتها . ويؤدى هذا العدد إلى تكوين ١٥ مول ATP ، أو حوالى ١٠٥٠٠٠ كالورى ، من كل تركيز مولى واحد من حمض البروفيك الذى يتأكسد كليا .

دور دورة حمض الستريك فى الكشف Role of the CACycle in **Differntiation** : لقد أشرنا الآن إلى أن دورة حمض الستريك تمد الخلايا بمواد وسطية هامة فى عملية الأيض . وغير ذلك ، ومن معلوماتنا عن الشكل الظاهرى (الجزء الأول) ، نعرف أن الفطريات دائما تختلف إختلافا واسعا فى الشكل أثناء دورات حياتها الطبيعية. وإنه لمن المتوقع أن الشكل الظاهرى يكون محكوما لحد بعيد بعوامل وراثية وأيضية. وفى دراسات مكثفة عن الفطر *Blastocladiella emersonii* أسس Cantino (1966) مثل هذه العلاقة وأوضح أن تحورا لدورة حمض الستريك يشترك فى ذلك .

والفطر *Blastocladiella emersonii* له إستجابة ضوئية لتثبيت ثانى أكسيد الكربون الأمر الذى يوضح كثيرا بعض المظاهر الأيضية. وثانى أكسيد الكربون يمكن أن يقدم فى صورة بيكربونات مضافة إلى البيئة المزرعية . والمزرعة التى ستكون طبيعيا حوافظ جرثومية عديمة اللون فقط يمكن أن تستحث لتكوين جراثيم ساكنة بأن تحتوى البيئة المزرعية على ٠.٢ مول بيكربونات . والتباينات الكيميائية الحيوية المختلفة تلعب دورا بين ظهور الحافظة الجرثومية عديمة اللون

والجرثومة الساكنة الملونة. فمثلا ، يحتوى جدار الجرثومة الساكنة (ولكن ليس جدار الحافظة الجرثومية) على الصبغة القاتمة الميلانين وكذلك مصدرها ، التيروزين . ويحتوى بروتوبلازم الجرثومة الساكنة على جاما - كاروتين ، غير الموجود فى الحافظة الجرثومية . كما توجد أيضا اختلافات كمية فى معدلات البروتين ، عديدات التكسر ، والدهون . ومعظم هذه الاختلافات تتأثر كثيرا بتغييرات التنفس عن طريق دورة حمض الستريك (Cantino and Turian, 1959) . وعندما تتكشف الجراثيم الساكنة ، يوجد انخفاض ملحوظ فى معدل التنفس ، وتتوقف دورة حمض الستريك كما تختفى إنزيماتها (لا يوجد مثل هذا التدهور أثناء تكشف الحافظة الجرثومية). ويصاحب هذا الانخفاض فى دورة حمض الستريك زيادة ملحوظة (حوالى ٦٥٠٠ ضعفا) فى نشاط إنزيم أيزوستريك ديهيدروجينيز. وتسبب زيادة نشاط أيزوستريك ديهيدروجينيز انعكاسا فى خطوة هامة فى دورة حمض الستريك (شكل ٣٠) . ففى دورة حمض الستريك العادية يتأكسد حمض أيزوستريك ويفقد مجموعة كربوكسيل ليكون حمض ألفا - كيتوجلوتاريك ، ولكن فى هذا الانعكاس ، يتم اختزال حمض ألفا - كيتوجلوتاريك وإضافة مجموعة كربوكسيل ليكون حمض أيزوستريك. وهذا يوقف دورة حمض الستريك تماما ويوفر كميات كبيرة من حمض أيزوستريك . وفضلا عن التجمع ، فإن أيزوستريك يغير اتجاهه إلى مسار أيسى جديد والذي يتضمن تحوله إلى حمض السكسينيك والجليوأكساليك . يصبح حمض الجليوأكساليك الآن مشتركا فى تفاعلات إنتقالية لينتج الجليسين. وتتعلق أهمية هذه المعلومة ليس فقط بالطريقة التى تتغير فيها الدورات التنفسية أثناء النمو ولكن أيضا بالتحكم الذى يظهره هذا التغير على النمو الطبيعى .



شكل (٣٠) : التغير المستحث بالبكتريونات في التنفس مصحوبا بالتغيرات المورفولوجية في الفطر *Blastocladiella emersonii*

العوامل المؤثرة على التنفس في الفطريات :

Factors Influencing Respiration In Fungi

تؤثر عدة عوامل بيئية وداخلية على مسار ومعدل التنفس . والعوامل الخارجية المؤثرة على التنفس هي تركيز أيون الهيدروجين (pH) ، درجة الحرارة ، ضغط الأكسجين ، ثاني أكسيد الكربون ، والمواد المغذية. ويؤثر تركيز أيون

الهيدروجين ودرجة الحرارة على التنفس بطريقة مماثلة لتأثيرها على النمو ؛
نوقشت فى الفصل السابق .

والأكسجين هو أحد المتطلبات لحدوث التنفس الهوائى . والأكسجين المستخدم
فى التنفس يكون مذابا فى سائل ، وتكون كمية الأكسجين الذائبة هذه جزءا من
كمية الأكسجين الموجود فى الصورة الغازية . وعند تركيزات منخفضة جدا من
الأكسجين ، يرتبط معدل التنفس مباشرة مع كمية الأكسجين المتاحة ، ولكن
عندما تزداد كمية الأكسجين ، يكون معدل التنفس غير مرتبط بتركيز الأكسجين .
والنقطة التى يصبح معدل التنفس عندها غير مرتبط بتركيز الأكسجين هى
٠.٢٢ ر . ملليمول/لتر (حوالى ١٦ ملليمتر زئبق) للفطر *Penicillium*
chrysogenum وحوالى ٠.٠٤٦ ر . ملليمول/لتر (حوالى ٤ ملليمتر زئبق) لخلايا
الخميرة (Finn, 1954) .

ومن العوامل الخارجية الأخرى التى تؤثر على التنفس هو تركيز السكر .
فالتركيز العالى من السكر فى وجود تهوية كافية ينتج عنه اتباع مسارات تخمرية
فى الخمائر ، حيث أن تركيز الجلوكوز فوق ٥ ٪ يثبط كلية تخليق الانزيمات
التنفسية . وباستهلاك الخمائر للسكر فى بيئاتها المزرعية ، يحتمل زيادة نشاط
إنزيمات دورة حمض الستريك وأيضا تلك الخاصة بدورة حمض الجليوأكساليك
(Suomalainen and Oura, 1971) .

وتشمل العوامل الداخلية توفر الانزيمات فى الخلية ، نفاذية الخلية ، طور
النمو ، والعمر . وأكثر هذه العوامل أهمية هو توفر الانزيمات فى النوع
الفطرى . فهذه ستحدد بوضوح أى المواد التحتية يمكن أن تتأكسد وأى
المسارات الكيميائية الحيوية يمكن أن تتبع . وقد يرجع فشل الفطر فى أكسدة

طبقة تحتية إلى عدم قابلية الطبقة التحتية لاختراق الغشاء الخلوى ، ولكن التحضيرات الخلوية الحرة يمكنها أكسدة نفس الطبقة التحتية ، مما يشير إلى أن الخلية تملك الانزيمات الضرورية لانجاز الاكسدة. وتلك الطبقات التحتية التى لا تخترق الخلية غالبا هى مركبات قابلة للتأين مثل الأحماض العضوية. ويمر الفطر بمراحل نمو متعددة (مثل سكون الجرثومة ، إنبات الجرثومة ، ونمو الميسليوم) . وتتغير معدلات التنفس أو مسارات التنفس مع المراحل المختلفة أو مع العمر . ويكون التنفس أقصى ما يمكن أثناء مراحل النمو النشط ويتناقص بتقدم عمر الفطر ونقص النمو المصاحب لذلك. والأمثلة المتخصصة لارتباط مسار التنفس مع النمو تشمل الفطرين *Blastocaldiella* ، *Tilletia caries* ، *emersonii* وكذلك التغيرات التى تسلكها الجراثيم النابتة (الفصل الرابع) . وفى جنس *Allomyces* ، تملك الحواظ المشيجة المذكرة دورة حمض ستريك ضعيفة وتعتمد على المسار الجليكوليزى الجانبى ، فى حين لا يوجد مثل هذا الضعف فى الحواظ المشيجة المؤنثة (Cantino, 1966) .

المركبات الكربونية التى تنتجها الفطريات؛

Carbon Compounds Produced by Fungi

بعد تمثيل (تكوين أو بناء) المركبات الكربونية ، تستخدم كمية معينة من الكربون بواسطة الفطر فى التخليق الحيوى للماد الخلوية . وهذه تشمل مكونات الجدار ، الكربوهيدرات المخزنة ، وعدد كبير من نوع الأيض (التحولات الغذائية) غير ذات القيمة الواضحة للفطريات .

عديدات السكر؛ Polysaccharides

تستخدم كمية كبيرة من الكربون الممثل بواسطة الفطريات فى تخليق مواد

الجدار. وكما سبقت الاشارة فى الفصل الأول ، تتكون الجدر الفطرية من مخلوطات معقدة من الكربوهيدرات ، البروتينات ، والدهون ، وأن المادة الكربوهيدراتية الرئيسية هى الشيتين .

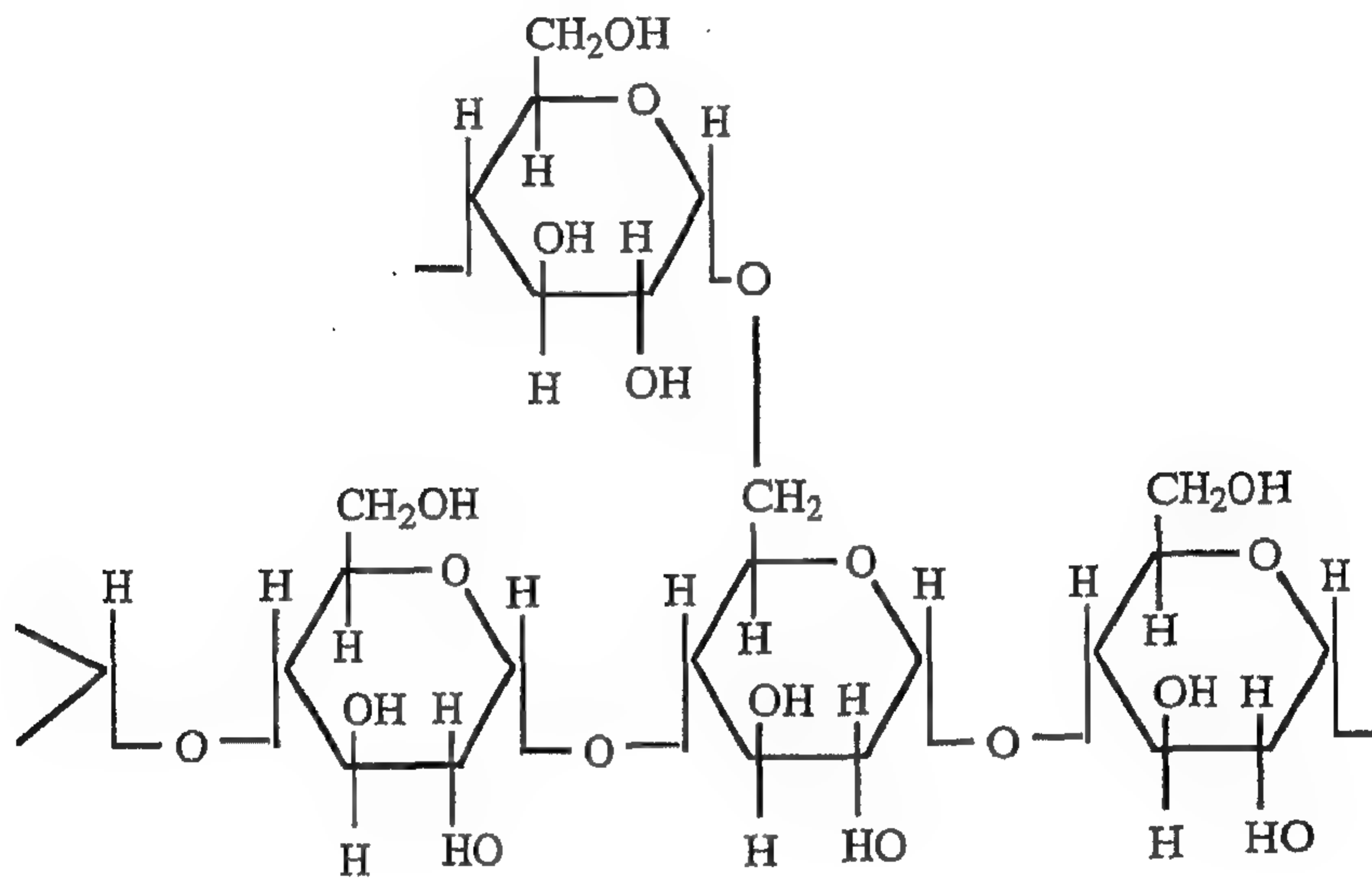
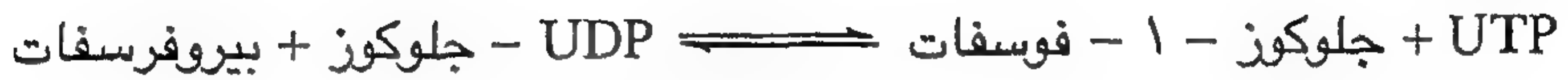
ويشمل تخليق عديدات تسكر الجدار والجليكوجين أساسا تكرار التفاعل الرئيسى التالى (Burnett, 1976) :

سكر نيوكليوسيدى ثنائى الفوسفات + بادىء \longrightarrow (سكر - بادىء) + نيوكليوسيد ثنائى الفوسفات .

وتخليق الشيتين ، الذى يتبع المسار العلوى ، يكون متماثلا بصفة عامة فى الفطريات ، القشريات ، والحشرات (McMurrough *et al.*, 1971) . يبدأ تخليق الشيتين بتحول جلوكوز - ١ - فوسفات إلى ن - أستيل جلوكوز أمين - ١ - فوسفات ، الذى يتطلب سلسلة من التفاعلات (شكل ٣١) . يتفاعل ن - أستيل جلوكوز أمين - ١ - فوسفات بعد ذلك مع UTP (نيوكليوتيد يوريدىن ثلاثى الفوسفات) ليكون UDP - ن - أستيل جلوكوز أمين ، وهو عبارة عن سكر نيوكليوسيدى ثنائى الفوسفات . وفى النهاية يحول UDP - ن - أستيل جلوكوز أمين جزءا بسيطا من ن - أستيل جلوكوز أمين إلى سلسلة الشيتين النامية ، التى تقوم بوظيفة البادىء ، ثم يصبح واحدة من تحت وحداتها . وانزيم تخليق الشيتين (شيتين سينثيتيز) وكذلك أيونات المغنسيوم (Mg^{2+}) يكونان مطلوبان لهذه المرحلة من التكثيف. وجزء الشيتين المكتمل هو سلسلة طويلة من تحت وحدات السكر المرتبطة بروابط بيتا - ١ ، ٤ (شكل ٤ - الجزء الأول) .

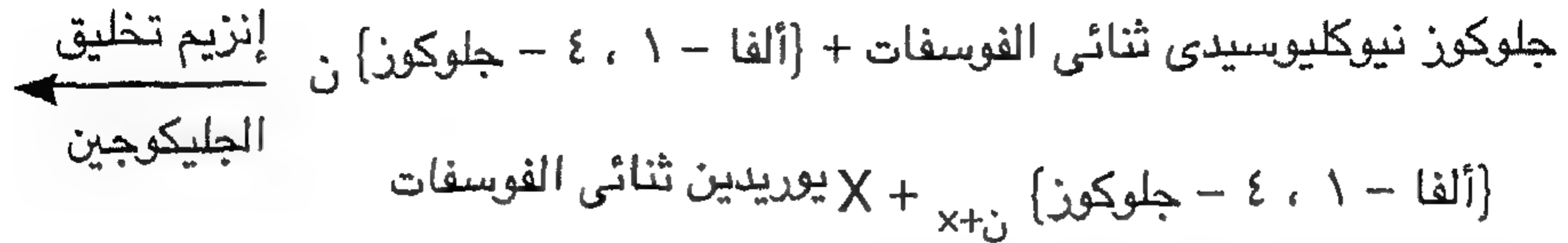
وتكون الفطريات عديدات التسكر التى تخدم كمخزون للطاقة . والكحول السكرى مانيتول يتكون ويستهلك كمخزون غذائى وهو شائع بصفة خاصة بين

الحيوانات ، يكون الجليكوجين جلوكوزاً عديد الأنوية متشعباً . وفى الجزء الرئيسى من السلسلة ، تترايط وحدات الجلوكوز بروابط ألفا - ١ ، ٤ . وفى تخليق الجليكوجين ، يتفاعل UTP مع جلوكوز - ١ - فوسفات كالتالى (Burnett, 1976) :



شكل (٣٢) : جزء من جزئ الجليكوجين .

ويعطى جلوكوز - UDP (سكر نيوكليوسيدى ثنائى الفوسفات) جلوكوزاً - يمينياً فى وجود انزيم تخليق الجليكوجين ، ويضاف الجلوكوز - اليمينى إلى جزء الجليكوجين النامى ، والذى يقوم بوظيفة مستقبل. ويمكن تلخيص الخطوات الأخيرة كالتالى :



خليط نواتج الأيض الهيدروكربونية ،

Miscellaneous Hydrocarbon Metabolites

تعتبر الفطريات من بين أكثر الكيمائيين نشاطا ، وهى قادرة على إنتاج مركبات عضوية عديدة ومتباينة. والكثير من هذه المركبات غير ذات قيمة ظاهرة للفطر حيث أنها لا تشترك مباشرة فى الامداد بطاقة للخلية ولا تشترك فى مكونات تركيب الخلية. وبدلا من ذلك ، تظهر هذه المركبات غالبا إما مباشرة أو بصورة غير مباشرة من فائض بعض المركبات الوسيطة للأيض العادى وتشكل ناتجات «فيض زائد» . وعلى الجانب الآخر ، فإنها قد تنتج من مسار تخليق حيوى غير مرغوب ، حيث يكون فى حقيقة خطأ فى الأيض لأنها لا تمد الفطر بالطاقة أو بمنتج تخليقى يحتاجه ولكنها بدلا من ذلك تحتاج إلى طاقة ومركبات وسيطة لى تتكون . وبعض هذه المركبات ذات أهمية تجارية (أنظر الفصل الثامن) .

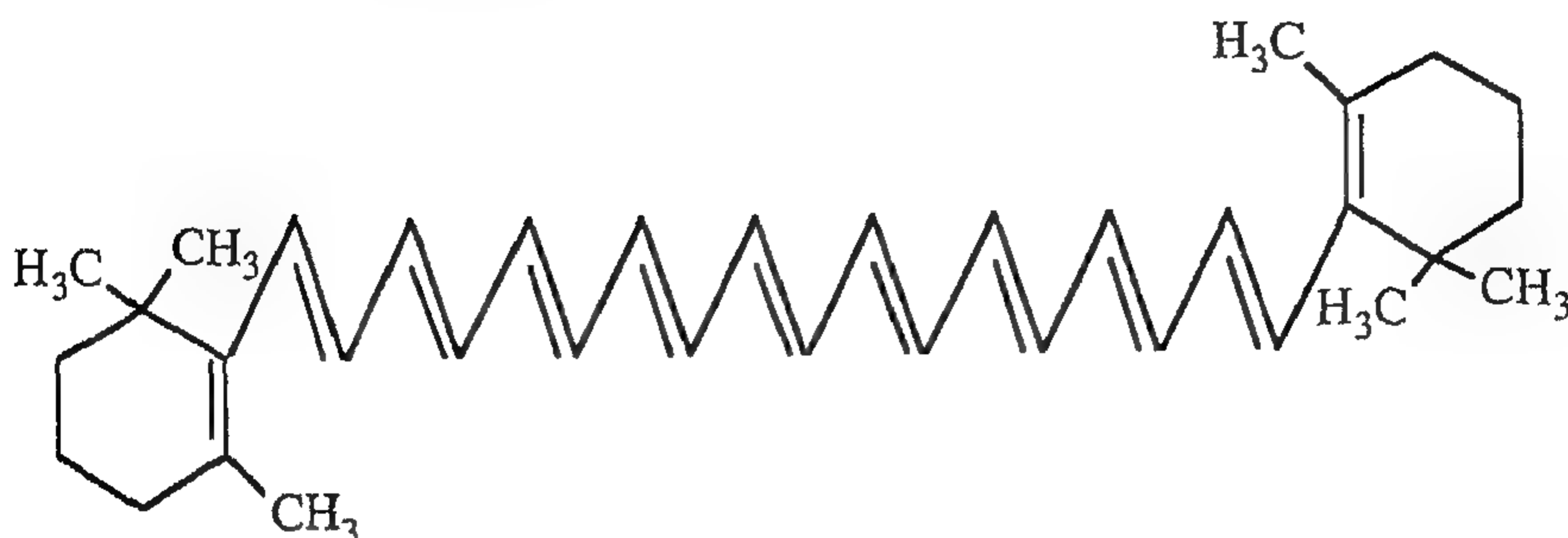
ناتجات الأيض الأليفاتية : Aliphatic Metabolites

يتكون عدد من المركبات الأليفاتية المشبعة بواسطة الفطريات. وهذه تتضمن الكحولات ، الأحماض ، والاسترات. وبعض الأمثلة الشائعة تشمل الأحماض ومختلف المركبات الأليفاتية غير المشبعة .

والأحماض الناتجة من المسارات التنفسية يمكن أن تتجمع بكميات كبيرة لدرجة أنه لا يحدث لها تحول غذائى أكثر من ذلك. وهذه تتضمن أحماض

الجلوكونيك ، الستريك ، أكسالوأستيك ، ماليك ، فيوماريك ، سكسينيك ، لاكتيك ، والخليك. وتشترك بعض الأحماض من المركبات الوسطية التنفسية. ومن هذه حمض الأكساليك (ناتج أيضي شائع في الفطريات عموما وفي الأجاريكالات بصفة خاصة) وهو يشتق من حمض أكسالوأستيك ؛ حمض إيتاكونيك ، والمتكون بواسطة سلالات من الفطر *Aspergillus terreus*، المشتق من النظير سيس - لحمض أكونيتيك ؛ وحمض أسيتون ثنائي الكربوكسيليك ، الناتج بواسطة *A. niger* من أيض حمض الستريك. والأحماض التي تتكون مباشرة من السكريات هي حمض المانونيك (من المانوز) ، حمض الجالاكتونيك (من الجالاكتوز) ، وحمض الجلوكورونيك (من الجلوكوز) (Cochrane, 1958).

والمركبات الأليفاتية الغير مشبعة هي أيضا شائعة ، حيث توجد رابطة زوجية غير مشبعة ($-CH=CH-$) ورابطة ثلاثية غير مشبعة ($-C\equiv C-$) ويحدثان بأعداد كبيرة في نواتج الأيض الفطرية. وأبسط مركب يتبع هذا الطراز هو الإيثيلين ($CH_2=CH_2$) ، المنتج بواسطة بعض الفطريات التي تسبب ذبول النباتات (الفصل السادس). كما يمكن أن تحدث الرابطة الزوجية الغير مشبعة في سلاسل أيضا ، إما مع روابط فردية مشبعة أو مع روابط زوجية أخرى . والعديد من هذه المركبات يكون ملونا ، ومن أمثلتها الشائعة بيتا - كاروتين ، صبغة صفراء (شكل ٣٨) . والرابطة الثلاثية الغير مشبعة شائعة بصفة خاصة في ناتجات أيض الفطريات الراقية وهي تحدث دائما وأبدا في سلاسل مع روابط ثلاثية أخرى أو مع روابط زوجية .



شكل (٣٣) : بيتا كاروتين

نواتج الأيض العطرية : Aromatic Metabolites

تتميز النواة العطرية بحلقة من ست ذرات كربون وثلاث روابط زوجية غير مشبعة ويوجد مسارين يحتمل أن تشتق منها النواة العطرية. وهما مسار حمض الشيكيمك ومسار الأسيتات (الخلات). ولم يعرف - على أى حال - ما إذا كانت كل أو حتى معظم المركبات العطرية تشتق من هذين المسارين .

وفى مسار حمض الشيكيميك ، يتكثف إريثروز - ٤ - فوسفات (مشتق من مسار HMP) مع حمض فوسفو إينول بيروفيك. يدخل المركب الوسطى المتكون من هذا التفاعل فى إعادة ترتيبات متتالية (تشمل تكوين حلقة ورابطة زوجية) لتكون حمض الشيكيمك. يتكاثف حمض الشيكيميك مع وحدة من ٣ ذرات كربون ويتحول إلى حمض بريقرينيك ، ذو الرابطين الزوجيتين. ومع تكوين الرابطة الزوجية الثالثة ، يتحول حمض البريقرينيك إلى مركبات عطرية (شكل ٣٤) .

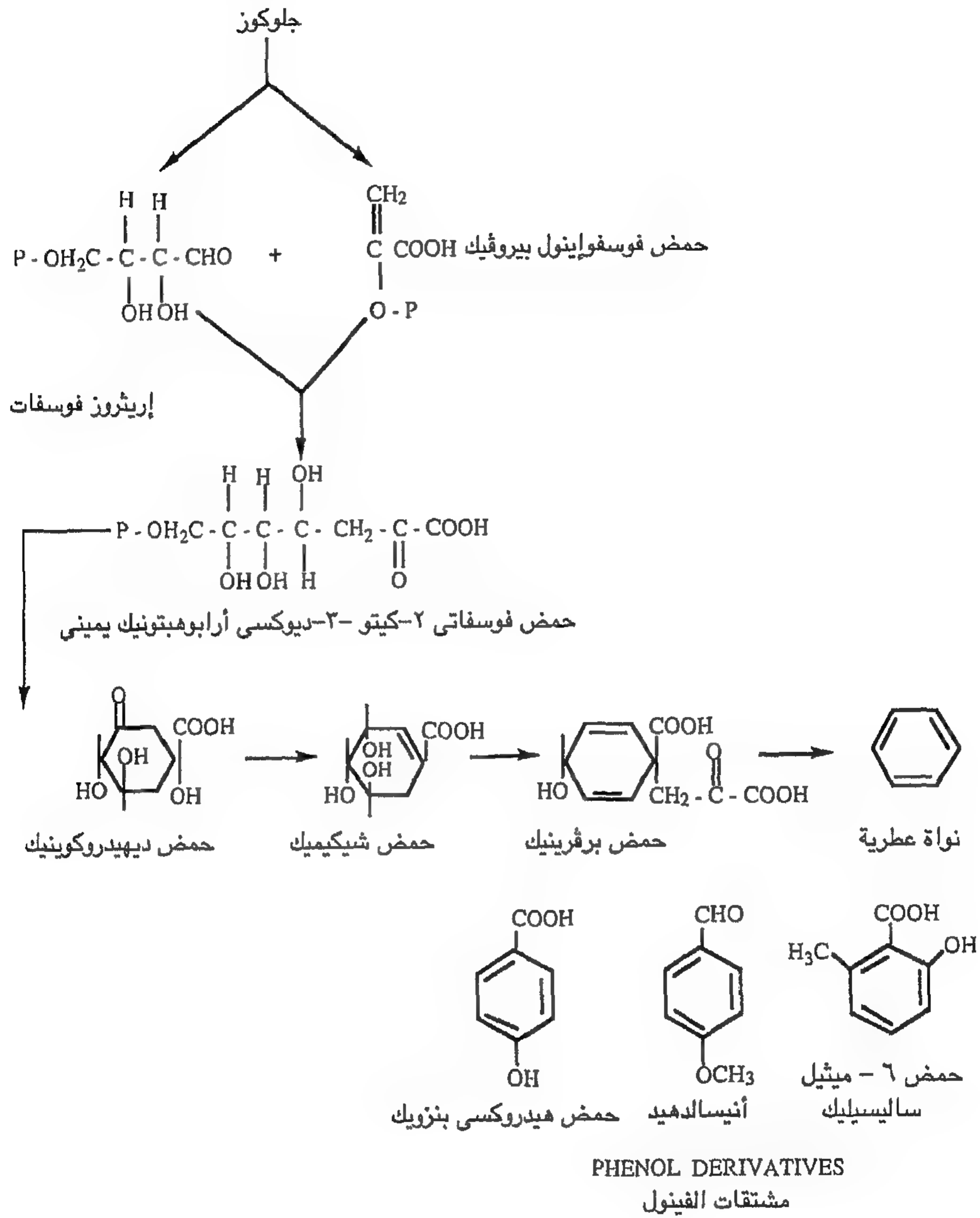
ومنذ وقت طويل عرف الهيكل ذو ذرتى الكربون وذرة الأكسجين لحمض الخليك (أسيتات أو الخلات) كطاقة بناء رئيسية لنواتج الأيض الفطرية . ويمكن تعديد مختلف التجمعات لوحداث الخلات و وحدات الخلات المتحورة لتراكيب

نواتج أيض عديدة. ويتضمن مسار تكثيف جزئيات الخللات ذلك الذى يتحد فيه أستيل كوانزيم أ مع ثانى أكسيد الكربون ليكون مالونيل كوانزيم أ ، مركب وسطى ذو ٣ ذرات كربون . تدخل ثلاثة جزئيات من مالونيل كوانزيم أ فى تكثيف لتكون نواه عطرية من ٦- ذرات كربون ، وتطلق فى نفس الأثناء ثلاث جزئيات من ثانى أكسيد الكربون (Bu' Lock and Smalley, 1961) . والتفاعلات الوسطية فى هذه العملية قليلة الفهم .

توجد أعداد كبيرة من المركبات العطرية فى الفطريات ، وهى قد تحدث إما فى أشكال أحادية الحلقة أو عديدة الحلقات (شكل ٣٥) . ومعظم نواتج الأيض العطرية أحادية الحلقة تكون إما كحولات عطرية أو مشتقات منها حيث تستبدل مجموعة الهيدروكسيل بمجموعة ميثيل ($-CH_3$) ، ميثوكسيل ($-CO_2H$) أو تستبدل بأصل عضوى . والكحولات العطرية هى فينول ، بيروكاتيكول ، ريسورسينول ، كوينول ، هيدروكسى كوينول ، وبيروجاللول ؛ وهذه تختلف فى عدد وموضع مجموعات الهيدروكسيل الخاصة بها . ومشتقات الفينول ، الريسورسينول ، والكوينول شائعة بصفة خاصة .

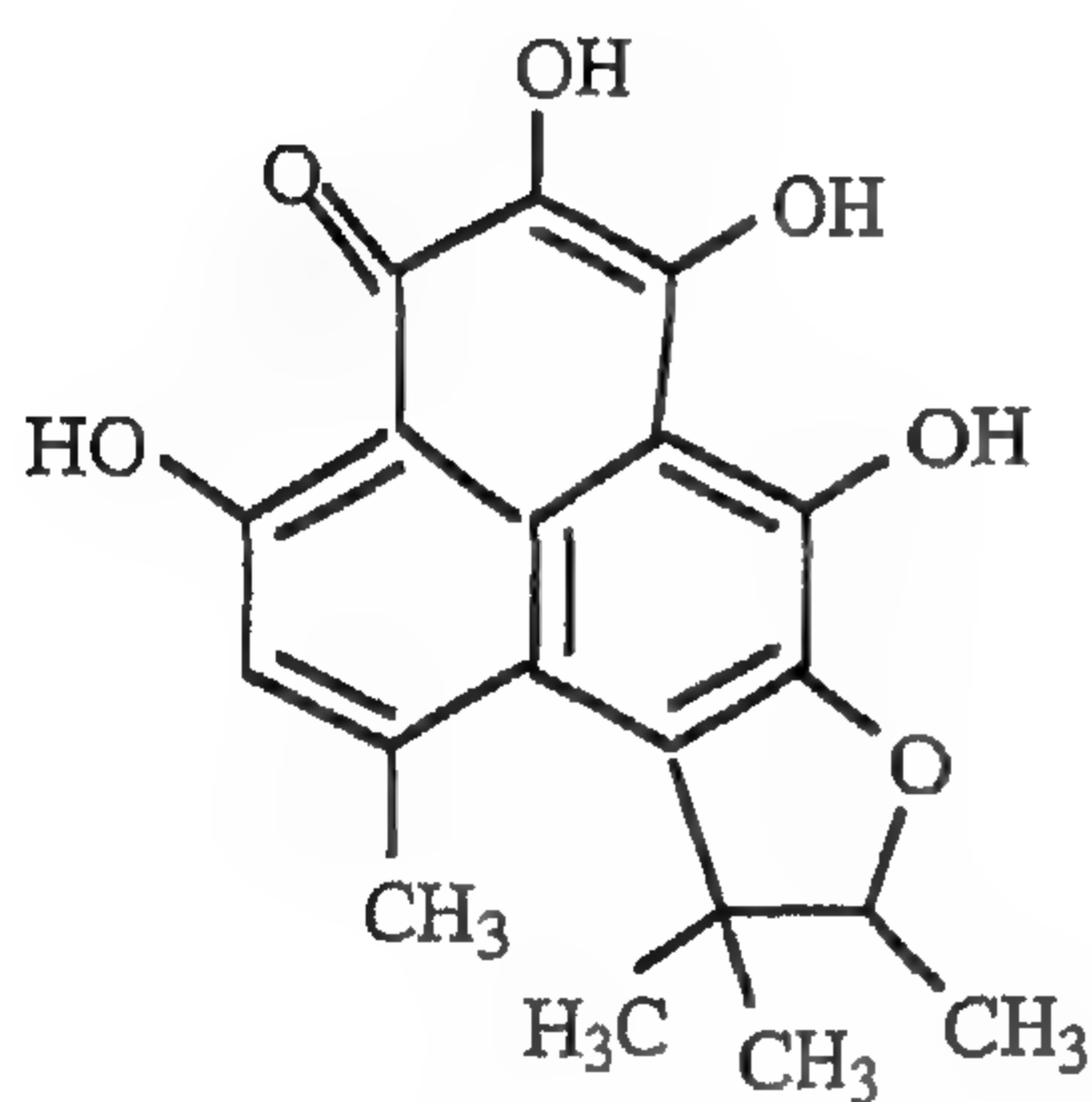
ومن أمثلة مشتقات الفينول جاما- هيدروكسى حمض بنزويك وأنيسألدهيد اللذان يشتقان من خلال مسار حمض الشيكيميك. وفرد آخر من هذه المجموعة ، ٦ - ميثيل حمض الساليسيليك ، وهو أحد المركبات الوسيطة فى مسار الخللات. والمشتقات الأخرى العديدة يفترض أنها تشتق من خلال مسار الخللات (Birkinshaw, 1965) .

ومشتق الكينول يمكن أن يتأكسد بواسطة الفطر ليكون الكينون . وتوجد عدة



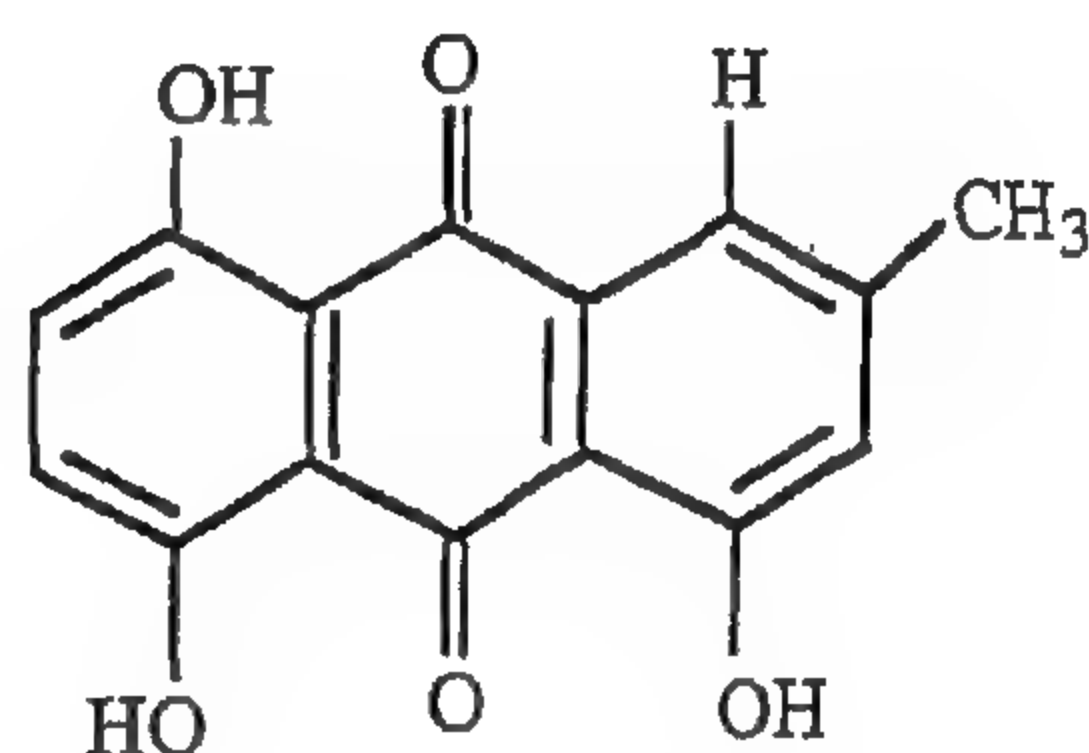
شكل (٢٤) . مسار حمض الشيكيميك لتكون المركبات العضوية . بعض الخطوات الموضحة تتكرر .

طرز من الكينونات ، تقدر بواسطة عدد الحلقات الموجودة وطريقة إرتباطها ببعضها . ومن المواد ذات الأهمية الخاصة الأنثراكينونات ، وهى صبغات تسبب تلون الميسليوم بلمعان . والانثراكينونات قد تكون كثيرة لدرجة تصل ٣٠ ٪ من الوزن الجاف للميسليوم وتتكون هذه المركبات من ثلاث حلقات عطرية ويمكنها أن تملك من ١ - ٥ مجموعات هيدروكسيل ، واحدة منها تكون ميثيلية (Birkinshaw, 1965) . وكوانزيم Q فى نظام السييتوكروم هو كينون ذو وظيفة فى الخلية .



أحد نواتج الأيض عديدة الحلقات (أتروفتين)

A POLYCYCLIC METABOLITE
(Atrovenetin from *Penicillium atrovenetum*)



أحد الأنثراكينونات
(هلمنتوسبورين)

AN ANTHRAQUINONE
(Helminthosporin from
Helminthosporium gramineum)

شكل (٣٥) : بعض نواتج الأيض العطرية .

Nitrogen Metabolism : أيض النيتروجين :

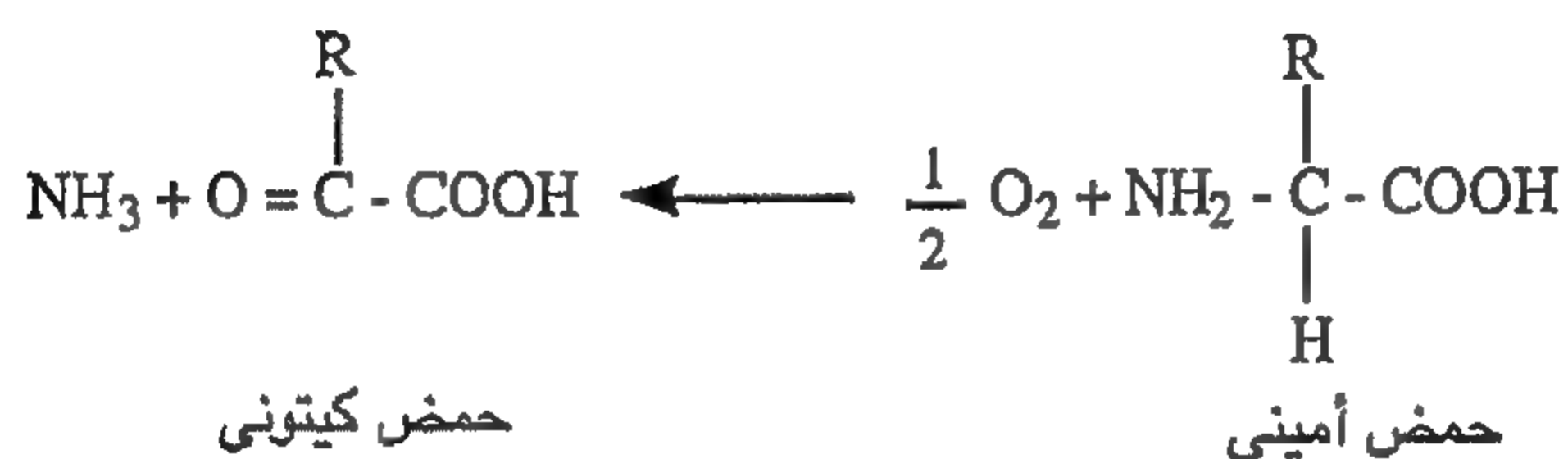
Amino Acid Metabolism : أيض الحمض الأميني :

تفاعلات نزع وانتقال مجموعة الأمين :

Deamination and Transamination Reactions

كما لوحظ في الفصل الأول ؛ تحرر البروتينات والببتيدات أحماضا أمينية من التحليل المائي ، وأن هذه الأحماض الأمينية هي مصدر للنيتروجين القابل للإستخدام . وقبل مناقشة استخدام الأحماض الأمينية بواسطة الفطريات ، يجب مناقشة نوعين هامين من التفاعلات تشمل الأحماض الأمينية والتي تعتبر عامة الحدوث في الكائنات والمسئولة عن عديد من انتقالات الأحماض الأمينية . هذان هما نزع مجموعة الأمين عن طريق الأكسدة وتفاعلات الانتقال .

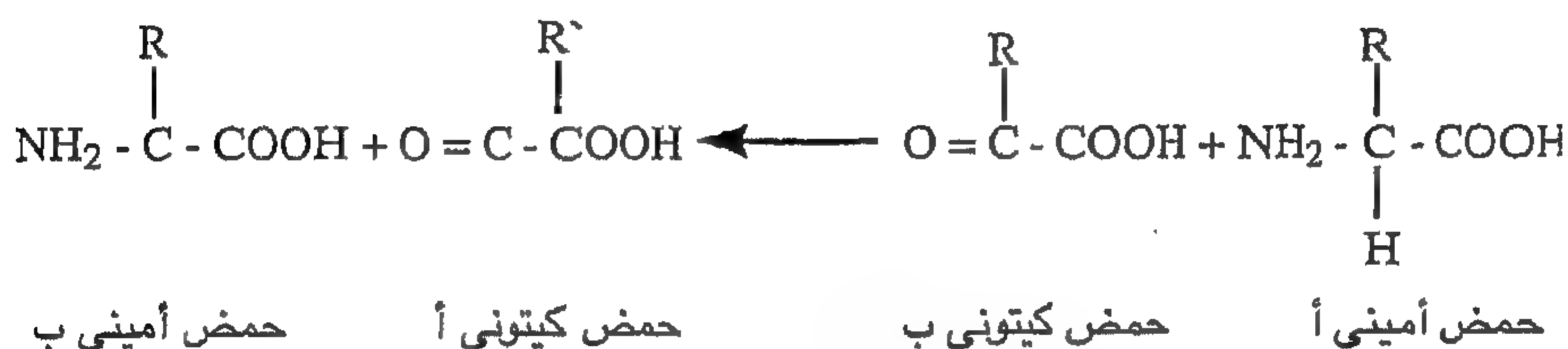
وفى تفاعل نزع مجموعة الأمين تزال مجموعة الأمين من الحمض الأميني ،
تاركة حمض كيتوني:



والإنزيمات المشتركة في تفاعل نزع الأمين هي إنزيم أكسدة الحمض الأميني اليميني أو اليساري (D- or L- amino acid oxidase) ، التي تنزع الأمين من الأحماض الأمينية اليمينية (D) أو اليسارية (L) ، على الترتيب . وإنزيمات أكسدة الحمض الأميني في الفطريات تماثل بصفة عامة تلك الموجودة في النظام

الحيوانى ، ولكنها قد تختلف فى المعدلات التى تؤثر بها على تفاعل نزع الأمين وأيضاً درجة تخصصها للطبقة التحتية .

ويشمل تفاعل انتقال الأمين انتقال مجموعة الأمين من مركب إلى آخر . وهو يأخذ مكانه بين حمض أمينى وحمض كيتونى ، محولا الحمض الكيتونى إلى الحمض الأمينى الشبيه به (أنظر المعادلة الآتية) . وتسمح تفاعلات نقل الأمين بتخليق حمض أمينى من الهيكل الكربونى المتاح ، طالما توفر الحمض الأمينى المعطى .



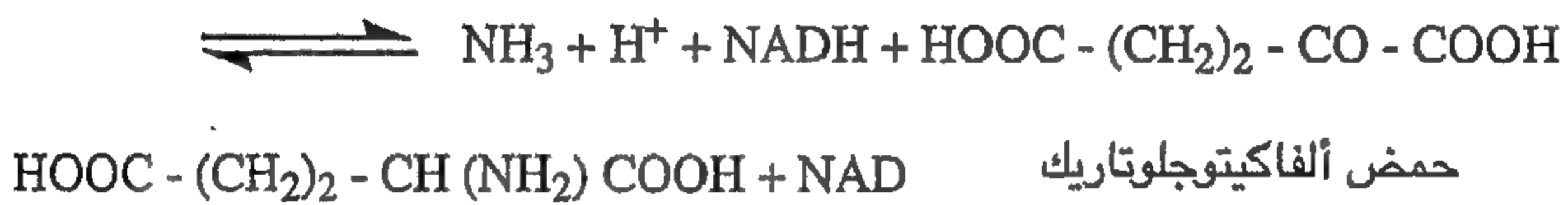
هدم الحمض الأمينى: Amino Acid Catabolism

معظم الأحماض الأمينية الممثلة بواسطة الفطريات تستخدم مباشرة دون هدمها . وعملية نقل الأمين تحول حمضا أمينيا إلى حمض أمينى آخر مطلوب ، والذي يستخدم بعد ذلك مباشرة فى تخليق البروتين أو فى عمليات تخليقية أخرى. وطفرات الفطر *Neurospora crassa* ، تفتقر إلى انزيم نزع الهيدروجين من حمض الجلوتاميك (جلوتاميك ديهيدروجينيز) ولهذا السبب تكون غير قادرة على التخليق المباشر للأحماض الأمينية عبر حمض ألفا - جلوتاريك (أنظر القسم التالى) ، ولكنها تكون قادرة على استهلاك أحماض أمينية عديدة ، مما يدل على أن جهاز نقل أمينى كبير يوجد فى ذلك الكائن (Niehoda, 1965) .

والقاعدة الأساسية لهدم الحمض الأميني في الفطريات هي نزع الأمين التأكسدي ، ولكن توجد عدة آليات أخرى . فعلى سبيل المثال ، يمكن تحليل الأسباراجين إلى حمض الأسبارتيك والأمونيا في الفطر *Aspergillus niger* وغيره ؛ وينشق الثيرونين إلى الجلايسين والأسيتالدهيد بالفطر *Neurospora crassa* ؛ ويتحطم الأرجينين عبر دورة الأورنوثين (نوقشت في القسم التالي (Cochran, 1958).

تداخلات حمض الجلوتاميك : The Glutamic Acid Crossroads

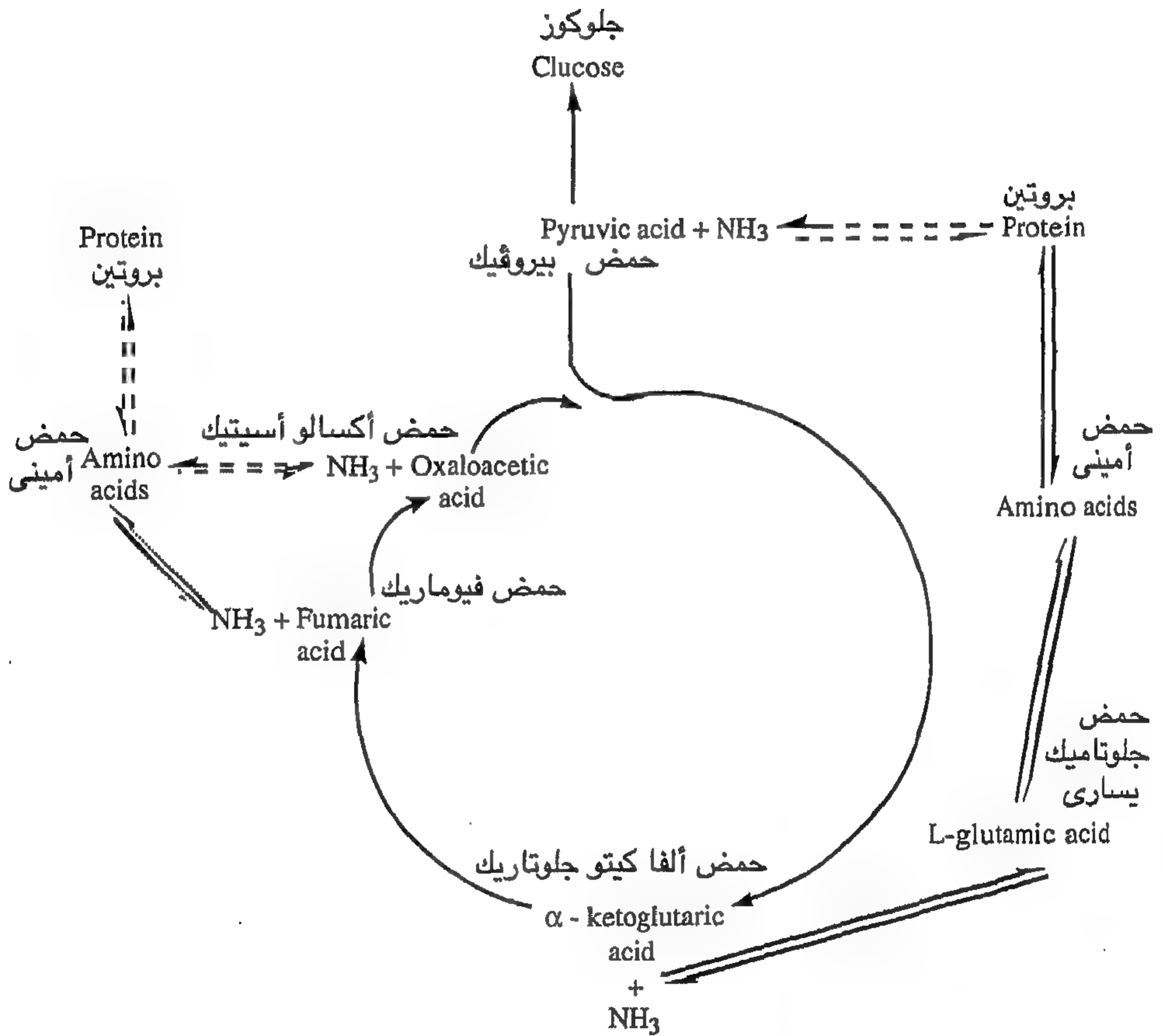
إن الأمونيا المحررة من تفاعل نزع مجموعة الأمين والنيتروجين الغير عضوى (نترات ، نيتريت ، وأمونيا) التي تمتص مباشرة بواسطة الفطريات - تدخل في تفاعلات تخليقية . ومن المحتمل أن جميع صور النيتروجين الغير عضوى تختزل إلى أمونيا وأن هذه الأمونيا تدخل في مسارات التخليق الحيوى للحمض الأميني بإرتباطها مع حمض ألفا كيتوجلوتاريك ، وهو مركب وسطي في دورة حمض الستريك :



حمض جلوتاميك يسارى

والإنزيم الذى يتوسط هذا التفاعل - جلوتاميك ديهيدروجينيز - قد وجد في الفطر *Neurospora crassa* (Cochran, 1958) . والحمض الأميني المتكون من هذا التفاعل - حمض الجلوتاميك اليسارى - يشارك بنشاط في تفاعلات نقل مجموعة الأمين وفي مسارات تخليقية متخصصة تؤدي إلى تكوين أحماض

أمينية أخرى . وتكوين حمض الجلوتاميك من الأمونيا وحمضه الكيتونى والانتقال التالى لمجموعة الأمين إلى أحماض أمينية أخرى تعطى ميكانيكية هامة لإدخال النيتروجين الغير عضوى فى التخليق الحيوى للحمض الأمينى (شكل ٣٦) .



شكل (٣٦) : العلاقات المتداخلة لأيض الكربوهيدرات والحمض الأمينى . التحولات الهامة فى الفطريات يشار إليها بخط متصل ، بينما تلك الخاصة بكائنات أخرى يشار إليها بخط متقطع .

وتماما كما يمد حمض الجلوتاميك قنطرة تقود التخليقات الحيوية للحمض الأمينى ، فإنه يقوم بالوظيفة العكسية . فالتفاعل العلوى عكسى ، وخلال حمض الجلوتاميك يحتمل أن تفقد مجموعة الأمين كأمونيا ويدخل الهيكل الكربونى للحمض الأمينى فى دورة حمض الستريك كحمض ألفا كيتوجلوتاريك ، الذى يتأكسد حينئذ .

وتحدث قنطرة مماثلة تتضمن حمض الأسبارتيك وحمض الفيوماريك فى البكتريا ، ولكن يبدو أنها قليلة الأهمية فى الفطريات (Cochran, 1958)

التخليق الحيوى للحمض الأمينى : Amino Acid Biosynthesis

استخدام الطفرات ناقصة التغذية Utilization Nutrient - Deficient Mutants : قدم استخدام الطفرات الوراثية معلومات عن مسارات التخليق الحيوى للحمض الأمينى ، وفى حالات كثيرة ، قدم الكم الأعظم من المعلومات حول مسار تم تزويده بالتحليل الكيميائى والطيفى . وقد استخدم الفطر *Neurnospora crassa* باتساع فى هذه الدراسات .

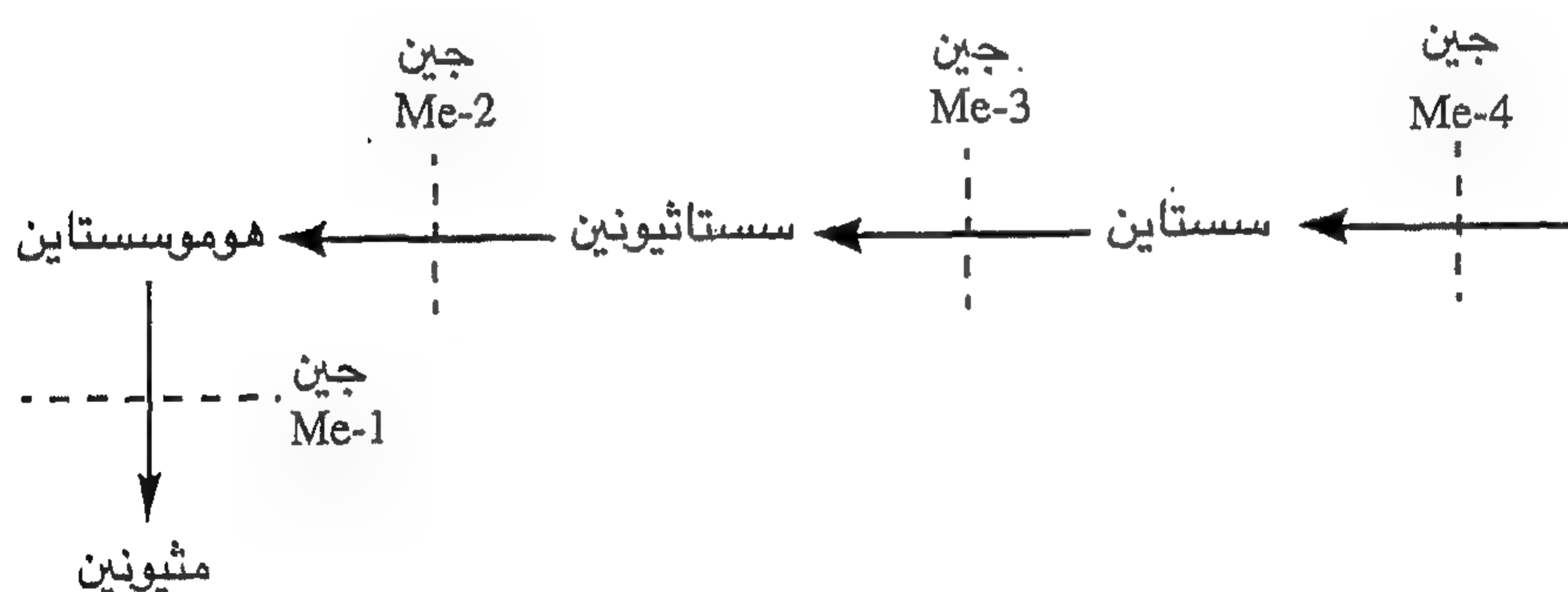
تستحدث الطفرات لأجل هذه الدراسات عادة باستخدام التشعيع بالأشعة فوق البنفسجية للجراثيم . تزرع الجراثيم على بيئة دنيا "كفاف" (تحتوى فقط على الحد الأدنى من المواد الغذائية الغير عضوية والفيتامينات التى تدعم نمو السلالة العادية). وأى جرثومة تفشل فى إعطاء أنبوبة إنبات تنقل إلى بيئة زائدة تحتوى على مواد غذائية كافية. فإذا كانت طفرة نقص الأرجينين هى الموجودة - مثلا - فإن البيئة المدعومة ستكون محتوية على الأرجينين . فإذا نبتت الجرثومة عندئذ ونمى الميلسيوم على البيئة المدعومة ، فإن ذلك يشير إلى أن السلالة تعاني نقصا فى عامل التغذية المعطى فى البيئة المدعومة .

وليست جميع الطفرات التى تعاني نقصا فى مادة غذائية واحدة هى مطابقات وراثية إذ قد تظهر اختلافا فى استجابتها للأغذية ذات العلاقة الكيميائية والتى قد تدعم نموها أولا. وكل طفرة تعاني نقصا وراثيا لا يسمح لها بتحويل مادة ما إلى مركب آخر فى تتابع التخليق الحيوى مما يؤدي إلى تكوين النقص فى المادة الغذائية. وأى مركب يأتى طبيعيا بعد السدة الوراثية سوف يدعم النمو إذا أضيف للبيئة، حيث أن المنتج النهائى المطلوب يمكن تخليقه حينئذ. وأيضا إذا كانت السدة الوراثية تحدث، بحيث يوجد مصدر المادة قبل السدة مباشرة فإنه لن يستهلك وبالتالي سيتجمع. والاختلافات الغذائية بين الطفرات يفترض أنها ترجع إلى سدود وراثية عند نقط مختلفة على طول جذر التخليق الحيوى.

نحن نعرض المسار الكيميائى الحيوى الأسهل للفهم باستخدام الطفرات المحتاجة للمثيونين (Horowitz, 1977). وقد عرف أن كلا من السستائين والهوموسستائين هما مصدرين محتملين للمثيونين، واتضح من تحليل المواد الغذائية المتجمعة فى مجموعة من الطفرات أن السيستاثيونين يحتمل أن يكون مصدرا ثالثا أيضا. والطفرات التى تعاني نقص المثيونين والتى حلت بواسطة Horowitz (1947) تشكل أربع مجموعات غذائية، يحكم كل منها جين فردى. هذه المجموعات كانت:

- ١ - سلالة me - 1 ، التى تستطيع استخدام المثيونين فقط .
- ٢ - سلالة me - 2 ، التى تستطيع استخدام المثيونين والهوموسستارين .
- ٣ - سلالة me - 3 ، التى تستطيع استخدام المثيونين ، والهوموسستائين ، والسيستاثيونين .
- ٤ - سلالة me - 4 التى تستطيع استخدام الميثيونين ، والهوموسستائين ، والسيستاثيونين ، والسستائين .

وقد افترض أن الطفرات فى المجموعة ٤ بها سدة وراثية محكومة والتي لا تسمح بتخليق مادة المصدر الأول فى هذا التتابع . ولا يدعم السستين نمو المجموعة ٣ ، رغم أن كل المركبات الأخرى تقوم بذلك ، وهذا يشير إلى أن السدة الوراثية فى المجموعة ٣ تمنع تحويل السستين إلى مادة المصدر التالى ، والتي تضع السستين كمادة مصدر أول فى هذا التتابع . وتدل أسباب مماثلة أن السيستاثيونين هو مادة المصدر التالى طالما أن المجموعة ٢ لا تستطيع استهلاك السستين أو السيستاثيونين ، حيث يوجد كل منهما قبل الانسداد . وحيث توجد الطفرات التى تستطيع استخدام الميثيونين فقط ، فيكون من الواضح أنه المركب الأخير فى التتابع . ويوضع الهوموسستين بذلك فى الموضع قبل الأخير . ويمكن أن يبنى التتابع بذلك كالاتى :



التخليق الحيوى للأحماض الأمينية الأخرى:

Biosynthesis of Other Amino Acids

لقد ثبتت دورة الأورنوثين لأول مرة فى كبد الثدييات ، ولكنها وجدت أخيراً فى فطر *Neurospora crassa* من خلال استعمال الطفرات الغذائية فردية الجين (Fincham and Boylen, 1957 ; Srb and Horowitz, 1944) . وفى هذه

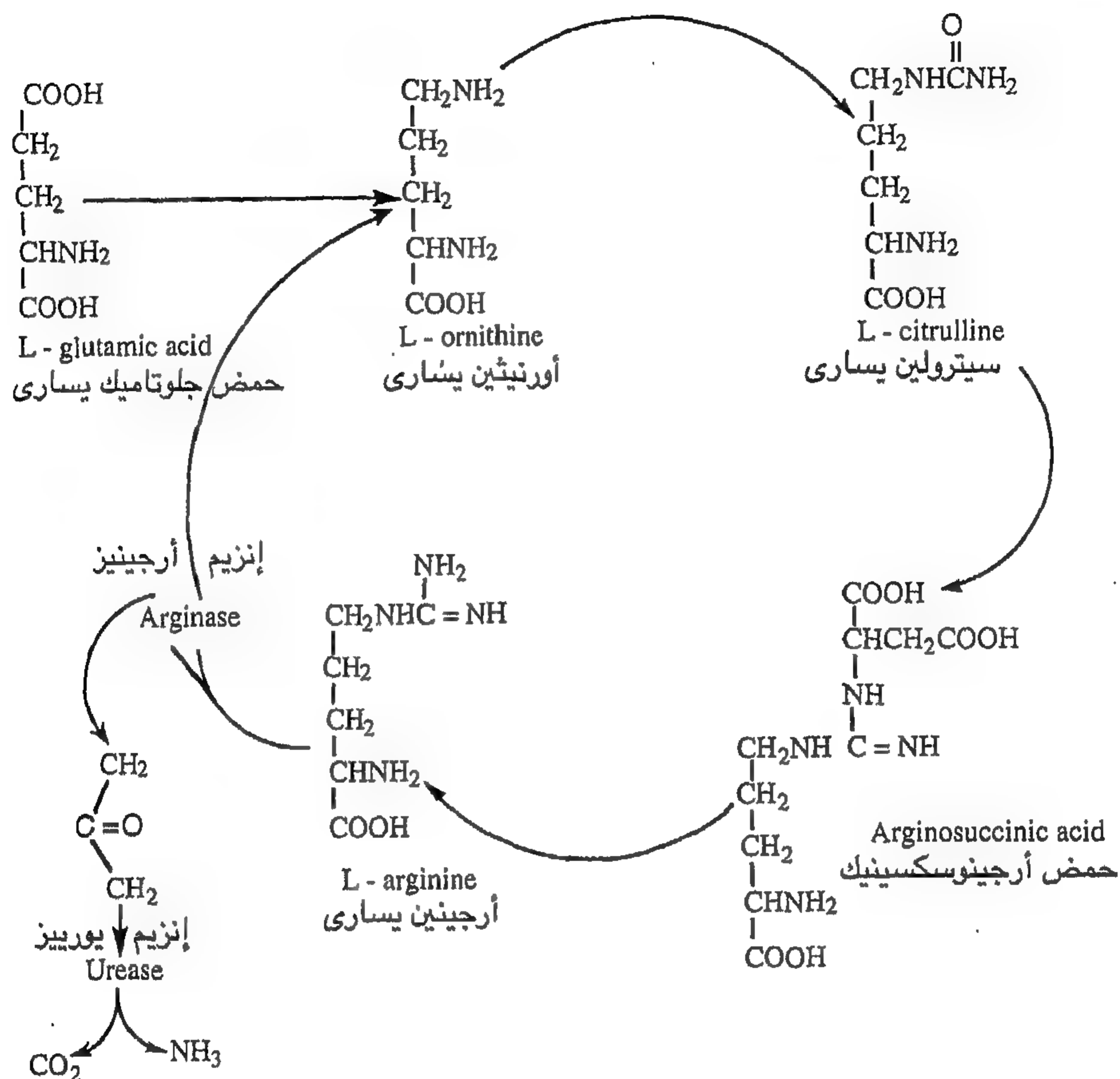
الدورة ، يتحول حمض الجلوتاميك إلى أورنوثين باختزال ونقل مجموعة الأمين (شكل ٣٧) . يتحول الأورنوثين إلى سيترولين بإضافة مجموعة $O = C - NH_2$ ، ويتحول السيترولين إلى أرجينين (من حمض أرجينوسكسنيك) عن طريق استبدال أكسجين هذا الكيتو بمجموعة $= NH$. ويحتمل أن يتحطم الأرجينين بإنزيم الأرجينيز فى الحيوانات ليعطى اليوريا (مركب أبيض نهائى) والأورنوثين ، الذى يمكنه بدء الدورة ثانية . ومثل الحيوانات ، يملك فطر *Neurospora* أيضا إنزيم أرجينيز ولكن اليوريا المتكونة تتكسر بواسطة إنزيمات إضافية (يورييز) لتكون ثانى أكسيد الكربون والأمونيا . ومن الواضح الآن أن دور دورة الأورنوثين فى *Neurospora* والفطريات الأخرى هو الامداد بالأرجينين لتخليق البروتين .

ذكرنا سابقا أن مسار حمض الشيكيميك ينتج عنه مركبات وسطية عطرية التى يحتمل أن تولد مركبات من أجل الأيض العطرى . ويعطى مسار حمض الشيكيميك أيضا الأحماض الأمينية تريبتوقان ، تيروزين ، وفينيل ألانين ، بالإضافة إلى الفيتامين حمض ب - أمينوبنزويك . ويملك كل هؤلاء نواة عطرية. وسلالة *Neurospora crassa* التى تعاني نقصا فى حمض ب - أمينوبنزويك ، تريبتوقان ، تيروزين ، وفينيل ألانين سوف تنمو إذا كان حمض الشيكيميك متاحا (Tatum et al., 1954) .

مركبات النيتروجين فى الفطريات : Nitrogen Compounds of fungi

المركبات النيتروجينية ذات الوظيفة : Functional Nitrogen Compounds

كما فى الكائنات الأخرى ، يعتبر النيتروجين مركبا هاما لبروتوبلازم الفطريات. وفى حصر للفطريات المنزرعة ، كانت النسبة المئوية للنيتروجين فى



شكل (٣٧) : دورة الأورنيثين في *Neurospora*

الوزن الجاف تتباين بين ٢٧ و ٢٨ ٪ في الفطر *Coprinus radicans* إلى حوالى ١٣ ره ٪ في الفطر *Trichoderma lignorum* (Heck, 1929). وكمية النيتروجين التى تشترك فى تكوين البروتوبلازم تختلف بحسب الظروف البيئية وعمر الميسليوم. ويكون محتوى النيتروجين أكثر ما يمكن عندما يكون النيتروجين المتاح جاهزا فى البيئة ، خاصة كأملح أمونيوم . ويتميز الميسليوم صغير العمر باحتوائه على النيتروجين بنسبة أعلى من الميسليوم المسن .

وحوالى ٦٠ - ٧٠ ٪ من النيتروجين الكلى فى الخلية الفطرية يكون بروتينا .
أما النيتروجين الذى لا يوجد فى صورة بروتين فيكون كأحماض نووية ، شيتين ،
ومركبات أيضية غير ضرورية .

مركبات الأيض النيتروجينية غير الهامة :

Miscellaneous Nitrogen Metabolites

تنتج الفطريات أعدادا كبيرة من المركبات الأيضية النيتروجينية غير ذات
القيمة الواضحة للفطر. نناقش بعض هذه الأمثلة ، والتي ستناقش فى أماكن
أخرى فى هذا الكتاب والتي تعتبر مؤشرات للتباين الواسع لهذه المركبات التى
تكونها الفطريات .

فالأمونيا ومشتقاتها التى يحل محل ذرة هيدروجين أو أكثر فيها مجموعة
ألكيل (الأمينات) هى من المركبات شائعة الحدوث فى الفطريات. ويبدو أن العديد
من الأمينات تشتق بنزع مجموعة الكربوكسيل من حمض أمينى. وأبسطها هو
ميثيل آلانين (CH_3NH_2) ، والذي وجد فى ٢٢ فطرا فى حصر لـ ١٠٥ نوعا
(وكان كثيرا كثمانية أمينات وجدت فى أنواع فردية) (Birkins haw, 1965) .
ومشتق هيدوكسيلي لأمين ، إيثانول أمين ($\text{H}_2\text{NCH}_2 - \text{CH}_2 \text{OH}$) ، يمكن أن
يتحول إلى مركب أيونى بالأحلال مع مجموعة رابعة. وهذا المركب الأيونى هو
الكولين : $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+ \text{CH}_2\text{CH}_2\text{OHC}(\text{Cl}^-)$.

والكولين هو المركب الأب للموسكارين والموسكاريدين ، وهما سمين من فطر
Amanita muscaria (الفصل الثامن) .

والمركبات الأيضية النيتروجينية الغير حلقة الأخرى هى جزيئات معقدة تتكون

من وحدات عديدة . وهذه تشمل السلاسل الببتيدية القصيرة التى تبني كلية من الأحماض الأمينية والجزيئات الخليطة من الأحماض الأمينية والأحماض العضوية الخالية من النيتروجين ومركب ليكوماراسمين ، الذى يحدث الذبول فى أمراض النباتات المتسببة عن الفطر *Fusarium* ، هو جزئى من هذا الطراز الأخير (الفصل السادس) .

وعدد من ناتجات الأيض النيتروجينية يكون الحلقات ، وتشمل هذه أفرادا ذات خمس أو ست حلقات. وأكثرها أهمية لنا هى ناتجات الأيض التى تحتوى على نواة الاندول . وتشمل ناتجات الأيض ذات الاندول المركبات الفعالة فى فطريات الهلوسة سيلوسين وسيلوسين ، قلويدات الارجوت ، والسّمين فاللويدين وفاللوين الناتجين بواسطة الفطر *Amanita phalloides* (الفصل الثامن) .

وعديد من المضادات الحيوية عبارة عن مركبات نيتروجينية متباينة الحلقات والتى تتضمن ذرة كبريت أو كلورين . ومن بين هذه البنسلين والجريسيو فلثين (أنظر الفصول ٥ ، ٦ ، ٨) .

أيض الدهن : Lipid Metabolism

تشمل الدهون مجموعة متنوعة من المركبات التى تذوب فى المذيبات العضوية غير القطبية . ويحتوى العديد من الليبيدات على الجليسرول ، الذى يمكن أستترته بواحد ، اثنين ، أو ثلاثة أجزاء حمض دهنى ليكون على التوالى جليسيريدات أحادية ، ثنائية ، أو ثلاثية (وتسمى هذه بالدهون المتعادلة). وتحتوى الفوسفوليبيدات أيضا على الجليسرول ، حيث أن هذه المركبات هى مشتقات فوسفات الجليسرول . ودهون أخرى ، متضمنة السيستيرولات ، قد تفتقر إلى

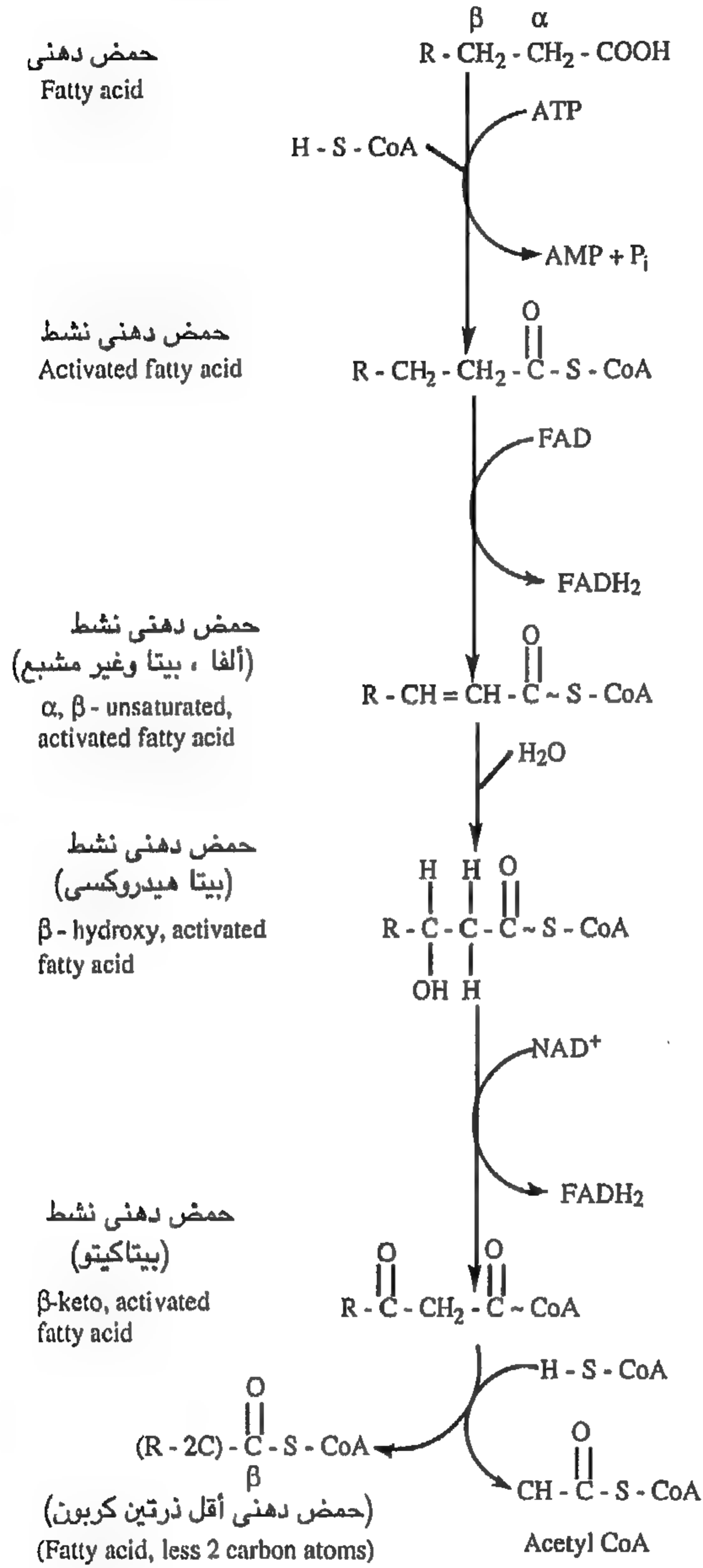
الجليسرول . وقد تكون الدهون أيضا متحدة فى الطبيعية مع مركبات أخرى من البروتينات ، الأحماض الأمينية أو عديدات التسكر .

هدم الدهن : Lipid Catabolism

تخدم الدهون أحيانا كمصدر للطاقة والكربون للفطريات. والفطريات عادة لا تحتاج إلى مصدر خارجى من الدهون ، حيث أنها قادرة على تخليق خاصتها منها ، وعادة لا تضاف الدهون إلى البيئة المزرعية . وإضافة الدهون أو الأحماض الدهنية إلى البيئة المزرعية قد يشجع نمو بعض الفطريات ؛ فمثلا ، بعض البوليتات التى يصعب تنميتها طبيعيا فى المزرعة يمكن أن تنمو بصورة أفضل إذا أضيف زيت أحد الخضروات (Schisler and Volkoff, 1977) . وتحتاج الخميرة *Pityrosporum ovale* فعلا لمصدر خارجى من الدهن (Hunter and Rose, 1971) . وتنتج الفطريات الجليسيريدات الثلاثية ، التى تخدم كمصدر للطاقة عند الحاجة (على سبيل المثال ، عند إنبات الجراثيم) . والجليسيريدات الثلاثية تظهر أيضا بصفة خاصة وتشكل كمية فى الطبقات التحتية التى تنمو عليها الفطريات .

يحدث تحلل مائى للجليسيريدات الثلاثية بإنزيم الليبيز فينطلق الجيسرول والأحماض الدهنية الثلاثة. يدخل الجليسرول الجليكوليسز بعد فسفرته وأكسدته إلى ٣- فوسفو جليسرالدهيد وأحماض دهنية . ويجب أن يحدث تكسر آخر للأحماض الدهنية قبل امكانية استهلاكها .

والأحماض الدهنية طبيعية الحدوث ذات سلسلة مستقيمة وذات عدد محدد من ذرات الكربون . وذرة الكربون التالية لمجموعة الكربوكسيل هى الذرة ألفا ، بينما

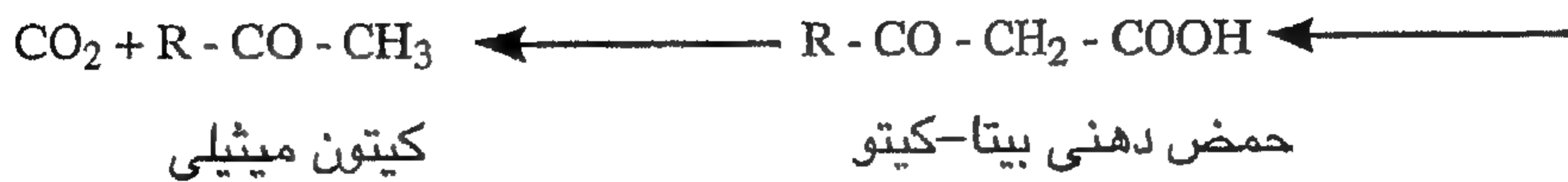


شكل (٣٨) : أكسدة من النوع بيتا لحمض دهني كما تحدث في الحيوانات . وفي الفطريات ، يحدث مسار قريب من ذلك ويتضمن حمض دهني بيتا - كيتو . أنظر النص .

الذرة الثانية تكون الذرة بيتا. وهدم الحمض الدهنى أساسا هو تتابع أكسدة ذرة الكربون بيتا. (شكل ٣٨) .

وفى الحيوانات ، يبدأ هدم الحمض الدهنى بتنشيط جزئى الحمض برابطة مع جزئى من كوانزيم أ (مرافق إنزيم أ) فى وجود ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات). ينزع الهيدروجين حينئذ من هذا الجزئى المنشط (بواسطة FAD كحامل للهيدروجين) وذلك بإزالة ذرة هيدروجين من كل من ذرتى الكربون ألفا ، بيتا مكونة بذلك رابطة زوجية غير مشبعة (-C = CH-) والخطوة التالية هى إضافة الماء ، منتجة مجموعة كحولية على ذرة الكربون بيتا ، التى تتأكسد بعد ذلك بحمض دهنى بيتا - كيتو (أكسدة من النوع بيتا) . ومستقبل الهيدروجين فى هذا التفاعل الأخير هو NAD . يتفاعل الحمض الدهنى بيتا - كيتو بعد ذلك مع جزئى ثان من مرافق انزيم أ وينتج أسيتيل كوانزيم أ وحمض دهنى منشط أقل ذرتين كربون عن الحمض الدهنى الأصى . تحدث عمليات أكسدة متتابة من النوع بيتا حتى تبقى أجزاء من ذرتين كربون . وتدخل جزيئات أسيتيل كوانزيم أ التى تكونت فى دورة حمض الستريك .

وفى الفطريات ، يتم هدم الحمض الدهنى غالبا فى صورة مشابهة حتى نقطة تكون الحمض الدهنى بيتا - كيتو ، ولكن الحمض الدهنى بيتا - كيتو يحتمل أن تنزع منه مجموعة كربوكسيل ليكون كيتون ميثيلى ذو ذرة كربون واحدة أقل من الحمض الدهنى الأصى ، مثل :



وهذه الكيتونات الميثلية تتكون فى الجبن المصنعة بالفطريات ، وفى زيوت الطعام التى هاجماتها الفطريات ، ربما بواسطة ميكانيكية نزع السموم (Cochran, 1958) . وإذا حدثت أكسدة تامة لأجزاء الأسيتيل ، فيمكن استخدام هذه الأجزاء فى دورة حمض الجليوأكساليك .

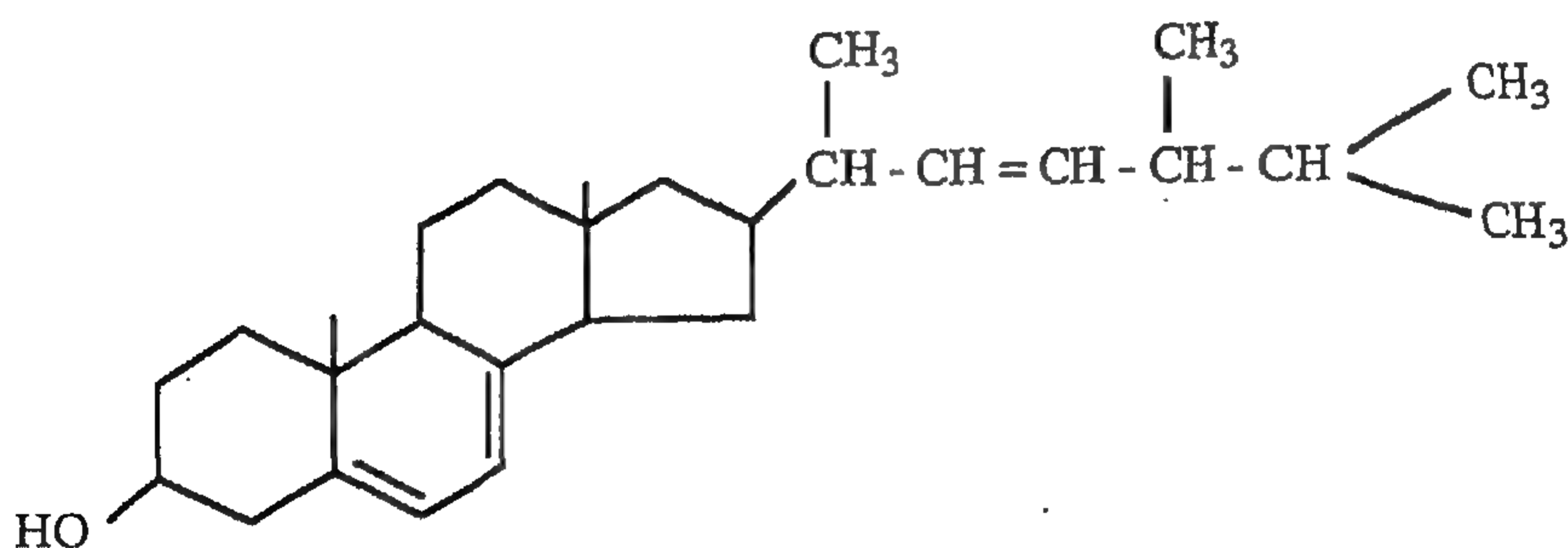
وإنزيمات الأكسدة من النوع بيتا للأحماض الدهنية ، وكذلك تلك الخاصة بدورة حمض الجليوأكساليك ، تكون موجودة فى أجسام دقيقة متخصصة ، الجليوأكسيسومات . وهذا الارتباط الوثيق مفيدوظيفيا لأن وحدات الأسيتيل المشتقة من الأكسدة إلى الأحماض الدهنية يتم أيضا مرة أخرى عن طريق دورة الجليوأكساليك (Brennan and Lösel, 1978) .

ومن غير المتوقع ، أنه يوجد أحيانا ارتباط وثيق بين أطوار خاصة من دورة الحياة حيث يفضل فيها الفطر استعمال دورة حمض الجليوأكساليك والتى يحدث فيها أيض مخزوناتا الدهنية . وقد وجد ذلك فى الجراثيم الهدبية المتحركة للفطر *Phytophthora erythroseptica* وعند إنبات الجراثيم (Brennan and Lösel, 1978) .

الدهون المنتجة بواسطة الفطريات : Lipids Produced by Fungi

تستطيع الفطريات تخليق نوعيات متعددة من الدهون مثل الكائنات الأخرى . وهذه تشمل الدهون المتعادلة ، الفوسفوليبيدات ، والستيروولات ، وغيرها . ويتأرجح المحتوى الدهنى فى الفطريات كثيرا كاستجابة للعمر ، مرحلة النمو ، والظروف المزرعية . ويتراوح المحتوى الدهنى فى الخميرة عادة بين حوالى ٧ ٪ إلى ١٥ ٪ من الوزن الجاف ، فى حين يكون ذلك النطاق فى الفطريات الخيطية

من ٦ ٪ إلى ٩ ٪ عند تنميتها تحت ظروف مناسبة (Brennan and Lösel, 1978). وعلى أى حال ، فالمحتوى الدهنى ٢٠ ٪ من الوزن الجاف للفطريات يعتبر شائعاً ، كما أن المحتوى الدهنى قد يكون كثيراً ليصل إلى ٥٠ ٪ من الوزن الجاف (Cochran, 1958). وبعض الخمائر التى تجمع تركيزات عالية غير طبيعية من الدهون (تصل إلى ٦٠ ٪ من وزنها الجاف) يمكن أن تكون مفيدة تجارياً فى إنتاج هذه الدهون (Hunter and Rose, 1971). وعموماً فالجيسريدات وما تحتويه من أحماض دهنية تشكل جزءاً كبيراً من الليبيدات المنتجة بالفطريات. وقد تكون الأحماض الدهنية كثيرة جداً لدرجة تصل إلى ٨٨ ٪ من تركيب الدهن ، ومن بين هذه ، تظهر الأحماض الدهنية ذات ١٦ ، ١٨ ذرة كربون ، الأحماض الدهنية غير المشبعة (خاصة أوليك ، لينوليك) السائدين (Cochron, 1958). والستيروولات يحتمل أن تنتج بواسطة جميع الفطريات ، ولكن كمية الستيروولات تكون عادة حوالى ١ ٪ أو أقل من الوزن الجاف. والستيروول الذى يوجد عادة بكمية كبيرة هو إرجيسترول (شكل ٣٩) ، الذى لوحظ لأول مرة فى الأجسام الحجرية لفطر الإرجوت *Claviceps purpurea* (Weete, 1973).



شكل (٣٩) : إرجيسترول

وتقوم الليبيدات بوظائف متنوعة فى الفطريات . فقد تخدم الليبيدات كمخزون للطاقة ، وقطيرات الزيت تلاحظ غالبا وبصفة خاصة فى الخلايا سريعة النمو والتي تمتد بسكريات زائدة وفى الطرز المختلفة للتراكيب التكاثرية وكذلك جراثيمها . والمحتوى الأعظم لمخزون الدهون هذه يحتتمل أن يتكون من الجليسيريدات الثلاثية . والليبيدات أيضا هى مركبات هامة فى الأغشية الخلوية ، التى تتضمن الغشاء البلازمى ، الشبكة الإندوبلازمية ، وأغشية العضيات . وقد تشكل الدهون جزءا كبيرا يبلغ ٣٠ ٪ إلى ٥٠ ٪ من هذه الأغشية (Weete, 1974) . ومعظم الليبيدات داخل الأغشية هى فوسفوليبيدات وهى مكونات رئيسية فى الأغشية الخلوية ، حيث تقوم بوظيفة نقل الأيونات عبر الأغشية ، كما تشترك فى التعضى الوظيفى لعدد من النظم المعقدة داخل الأغشية (مثل نظام نقل الالكترونات داخل الغشاء الميتوكوندرى) (Brennan and Lösel, 1978) . وفى تجارب على أنواع مختلفة من الخمائر عرضت لأشعة فوق بنفسجية ، لوحظ أن الأحماض الدهنية طويلة السلسلة أو الستيرولات سوف تحدث الشفاء للبعض ، وليس لكل الأنواع . وأدى هذا إلى الاقتراح بأن الستيرولات التى تحدث طبيعيا فى الأغشية يمكنها أن تؤدي إلى الشفاء من التعرض للأشعة فوق البنفسجية (Sarachek and Higgins, 1972) . وتوجد الليبيدات أيضا فى جدر الخلايا الفطرية وتشكل غطاء على الجراثيم ؛ وهى قد تقوم بوظيفة وقائية ، أو حفظ من الماء . وكما ذكر فى الفصل الثانى (الجزء الأول) ، تنتج بعض الفطريات هرمونات جنسية . وثلاثة من أشهرها معرفة (سيرينين ، أنثريديول ، حمض تراى سبوريك) وهى ليبيدات . وكما يشير الاسم ، فإن الأنثريديول هو ستيروول (Brennan and Lösel, 1978) .

وتنتج الفطريات عددا من نواتج الأيض الدهنية غير ذات وظيفة واضحة .
وهذه تشمل الأحماض الدهنية التى لا تستخدم فى تخليق الدهن ، والليبيدات
المعروفة جيدا ، سيفالين الفوسفاتيدات ، الليسيثين (وهى ليبيدات تحتوى على
النيتروجين والفوسفور) ، السريبرينات (الليبيدات النيتروجينية) وبعض
الستيرولات . والسريبرينات قد تشكل ٢ ٪ إلى ٣ ٪ من الوزن الجاف وهى
نواتج نهائية للهضم الذاتى لبعض الليبيدات الغشائية المعقدة . والصبغات
الصفراء (الكاروتينات) (شكل ٣٣) ، تظهر غالبا فى الفطريات .

الفصل الثالث

الكتاب

Reproduction

التكاثر هو إنتاج أفراد جديدة - لأول مرة - بطرق جنسية أولاً جنسية . ويتضمن التكاثر الجنسي دورة من الاندماج البلازمي (تتم عادة بواسطة الأمشاج (الجاميطات) أو الحواظ المشيجية) متبوع بإتحاد نووي وإنقسام ختزالى عند نقط منتظمة فى دورة الحياة . وهذه الدورة لا توجد فى التكاثر لجنسى . وتشمل التراكيب التكاثرية فى الفطريات الأمشاج ، الحواظ لمشيجية ، الجراثيم ، والثمار الجرثومية . ويتم التحكم فى تكوين هذه التراكيب وكذلك سلوكها بعوامل وراثية ، هرمونية ، غذائية ، وبسئة .

وعلى مستوى الخلية ، يكون التكاثر مصحوباً بتغيرات فى الأدوار الفسيولوجية للفطر . وقد تكون عوامل داخلية أو خارجية هى المسببة لتوقف النمو الخضرى وبذلك يبدأ إنتاج التراكيب التكاثرية . و خلاصة الميكانيكيات الكيميائية الحيوية المسؤولة عن هذا التغير غير معروفة عموماً ، ولكن دراسات أجريت لبعض التغيرات الفسيولوجية المصاحبة لهذا التغير . وتحدث معظم

التغيرات إما فى مسار أو معدل التنفس وكذلك فى نشاط مختلف الانزيمات .
وتحدث تغيرات أيضا فى مستوى المحتويات الخلوية مثل DNA ، RNA ، أو
البروتين . وتوجد أمثلة لهذه التغيرات الداخلية فى الفصل السابق (العوامل
المؤثرة على التنفس فى الفطريات) ، كما سيأتى ذكرها لاحقا فى هذا الفصل
(تحت عنوان تركيز البيئة) .

التكاثر اللاجنسى : Nonsexual Reproduction

يحدث التكاثر اللاجنسى - فى معظم الكائنات - عندما ينتج أب فردى أبناء
دون الاتصال النووى مع الأب الثانى . ونموذجيا ، لا يحدث تغير نووى ، وأن
الأبناء هم صورة وراثية مطابقة للأب . وفى الحقيقة ، أخذ الزراعيون السابق فى
ذلك بتثبيت خطوطا طويلة بالطرق اللاجنسية من نبات مع التجميع الملائم لجنس
ما . وإذا كانت الأبناء مشتقة بواسطة الطرق الجنسية ، فإن التجمع المناسب
للصفات سيتغير غالبا وبالتأكيد خلال إعادة التوافق فى الانقسام الاختزالى
والتربية الخارجية . وثبات التكاثر اللاجنسى يحتمل فى بعض الأوقات أن يكون
مفيدا للكائن ، ولكن فى أوقات أخرى لا يكون فالأبناء المتطابقة وراثيا مع آبائها
هى عادة مهياة جيدا لبيئة بعينها ، حيث أن أى أفراد ضعيفة التكيف لن تبني
لتعطى أبناءً بعدها . وطالما تظل البيئة ثابتة ، ستبقى فائدة الثبات الوراثى
للتكاثر اللاجنسى . ولكن إذا تغيرت الظروف البيئية ، فإن هذا الثبات لن يسمح
بالتكيف الوراثى فى الظروف المتغيرة مالم تأخذ الطفرات مكانها . وفى غالبية
النباتات والحيوانات ، يحدث التباين الوراثى غالبا كنتيجة للتكاثر الجنسي.

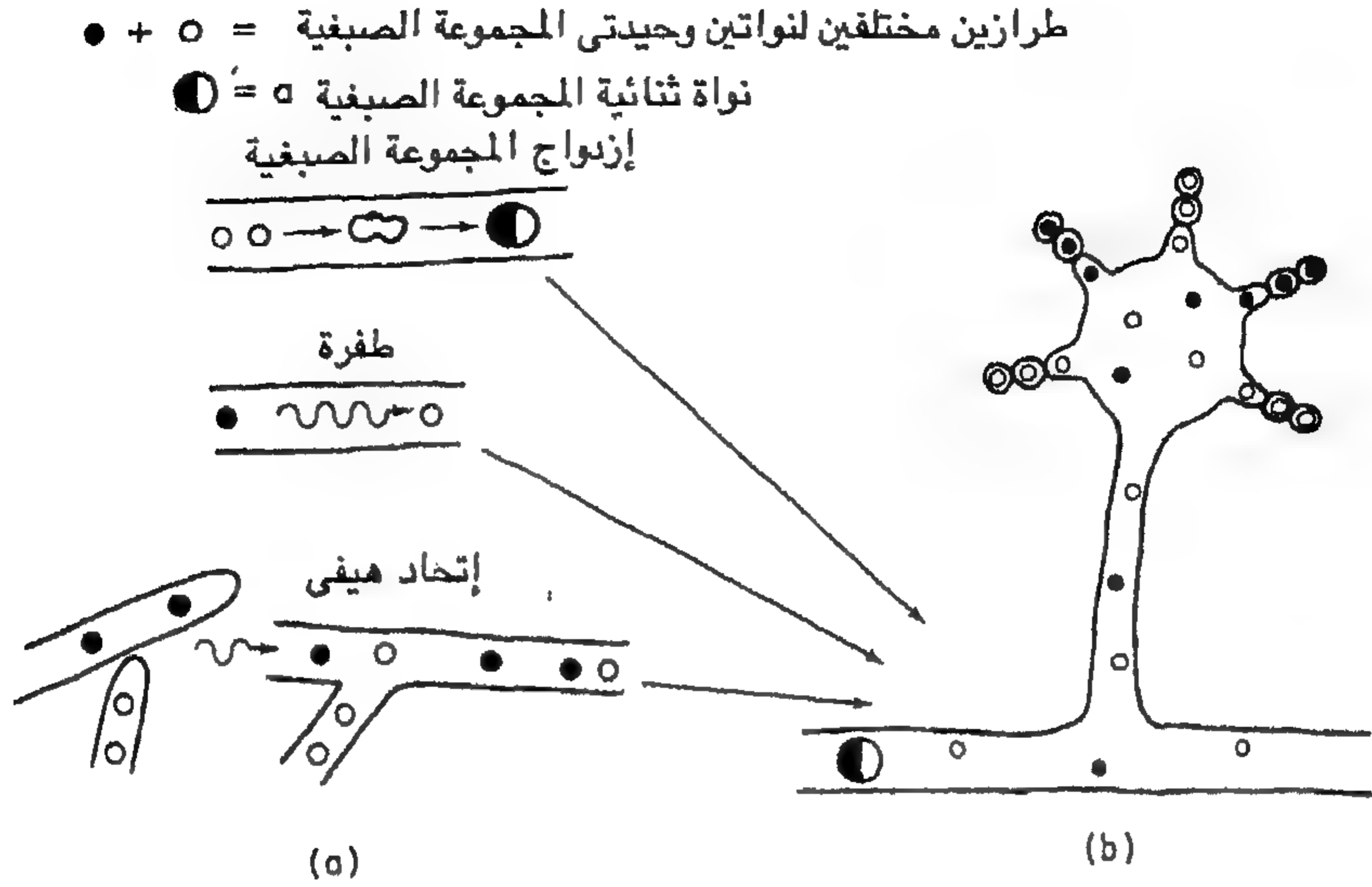
ويستبعد من النقاش السابق غالبية الفطريات ، حيث توجد ميكانيكية فريدة
من نوعها للتباين الوراثى وتكون علاقة منتظمة للتكاثر اللاجنسى فى فطريات

عديدة . هذه الميكانيكية هي تباين الأنوية heterokaryosis ، التي تكون مصحوبة غالبا بالدورة التزاوجية الجانبية parasexual cycle .

التباين النووي : Heterokaryosis

تباين الأنوية هو ظهور طرزا مختلفة في نفس الميسليوم (المتباين النووي the heterokaryon) وقد تنشأ المتباينات النووية من خيط فطري يملك طرازا نوويا واحدا فقط (مفرد نووى mono karyon) . والمفرد النووي قد ينتج عنه متباين نووى عن طريق (١) طفرة لنواة في الميسليوم ، بهذا تصبح تلك النواة غير مماثلة للأنوية الأخرى ؛ (٢) إتحاد هيفا مع أخرى يتبعها هجرة الأنوية والسيتوبلازم من هيفا إلى أخرى ؛ (٣) إتحاد نووى لأنوية أحادية المجموعة الصبغية لتكون أنوية ثنائية المجموعة الصبغة داخل الميسليوم (إزدواج المجموعة الصبغية diploidization) (شكل ٤٠) . وكل من الطفرة وإزدواج المجموعة الصبغية يمكن أن يحدثا بسهولة ، وكما رأينا من مناقشاتنا في الدورات الجنسية ، يحدث الاتحاد الهيفي كثيرا في الفطريات . وهذه الحالات يمكن أن تحدث في أى توافق ، فمثلا ، المتباين النووي الذى نشأ باتحاد هيفي يمكن أن يحتوى على أنوية طبيعية أو متطفرة من كلا الأبوين ، وهذه الأنوية يمكن أن تظهر في الحالة أحادية المجموعة الصبغية أو ثنائية المجموعة الصبغية بالاتحاد النووي بين أنوية متماثلة أو غير متماثلة . والأنوية في المتباين النووي يمكن أن تنقسم إلى أى رقم من الأجيال النووية .

ولكن هذه الأنوية في النهاية تنفصل إحداها عن الأخرى ، عندما تتكون جراثيما لا جنسية ، وحيدة الأنوية . وعند الانبات ؛ستعطى هذه الجراثيم ميسليومات ذات طرز نووية فردية . وبعض الفطريات تنتج جراثيما ثنائية - أو



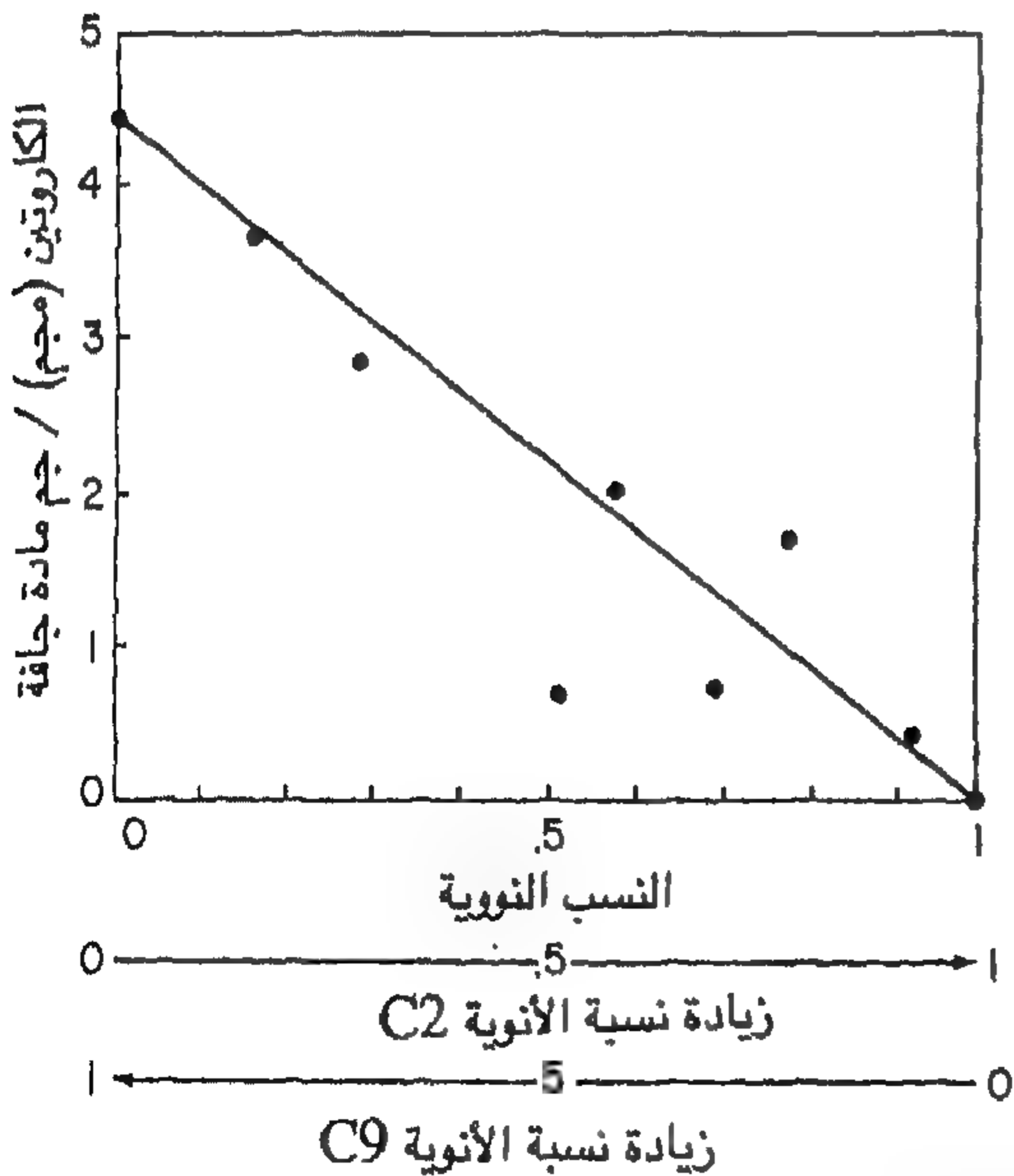
كل (٤٠) : (a) تكوين المتباين النووى بواسطة الميكانيكيات المختلفة . (b) تحطم المتباين النووى
ى يحدث بالتجزئ عندما تنعزل الأنوية كل على حدة داخل الجراثيم .

ديدة الأنوية والتي سينشأ عنها متباين نووى إذا كانت الأنوية فى الجرثومة من
ط ز متباينة .

ؤدى تكوين المتباين النووى إلى مجموعة كبيرة من التباين الوراثى
لميسليوم . ومن ناحية الشكل الخارجى ، فيحتمل أن يختلف ميسليوم المتباين
النووى عن طرزہ الأبوية ، حيث قد يحتوى على سيتوبلازم من مصادر مختلفة
وكذلك أنوية مختلفة وراثيا . وفى الفطريات ، كما فى الكائنات الأخرى ، قد يحمل
السيتوبلازم محددات وراثية وتكون أحيانا مسئولة عن التأثير على الشكل
الخارجى . ويتحدد الشكل الخارجى لمتباين نووى ما بالتفاعل بين جميع طرز
الأنوية والسيتوبلازم ، كما يتأثر الشكل الخارجى أيضا بالأعداد النسبية لمختلف
الأنوية . ومن المهم التحقق من أن طرازا نوويا فرديا يمكن أن يحدث بأى

تردد ، يتراوح من صفر % إلى ١٠٠ % من مجموع الأنوية الموجودة داخل الميسليوم . ولهذا السبب فإن أليلا محمولا بطراز نووى محدد يمكن أن يحدث فى نطاق واسع من الجرعات (١ % إلى ٩٩ %) فى المتباين النووى . وإذا كان هذا الأليل يحكم استجابة خارجية خاصة ، فإن هذه الاستجابات ستظهر أيضا نطاقا مرنا بالتالى (شكل ٤١) . هذا التباين فى الأعداد النسبية النووية يسمح بظهور أشكال خارجية أكثر جدا عن تلك التى تحدث طبيعيا فى الكائنات ثنائية المجموعة الصبغية النموذجية ، حيث أن أليلا معيناً يكون ممثلاً بجرعات ١٠٠ % ، ٥٠ % ، أو صفر % فى النواه ثنائية المجموعة الصبغية (باعتبار التمثيل النسبى للرمز A فى AA ، Aa ، أو aa ، على سبيل المثال) .

والتفاعل بين الأنوية يصبح هاما بصفة خاصة إذا كانت الأنوية ذات نقص كيميائى حيوى وغير قادرة على توجيه التخليق لفيتامين مطلوب ، حمض أمينى أو



شكل (٤١) : علاقة إنتاج الكاروتين إلى النسب النووية فى المتباين النووى للفطر *Phycomyces blakesleeanus* . سلالة الطفرة البيضاء C2 غير قادرة على تخليق الكاروتين ، فى حين السلالة البرتقالية C9 تنتج الليكوبين (أحد الصبغات الكاروتينية) . كلا الطفرتين تعاني نقصاً إنزيمياً ، ولكن عند تجمع الأنوية سوياً فى المتباين النووى ، يحدث التكامل ويحتل تحول الليكوبين إلى صبغات كاروتينية أخرى (جاما كاروتين ، بيتا كاروتين) . السلالة البرية تملك كميات كبيرة من بيتا كاروتين .

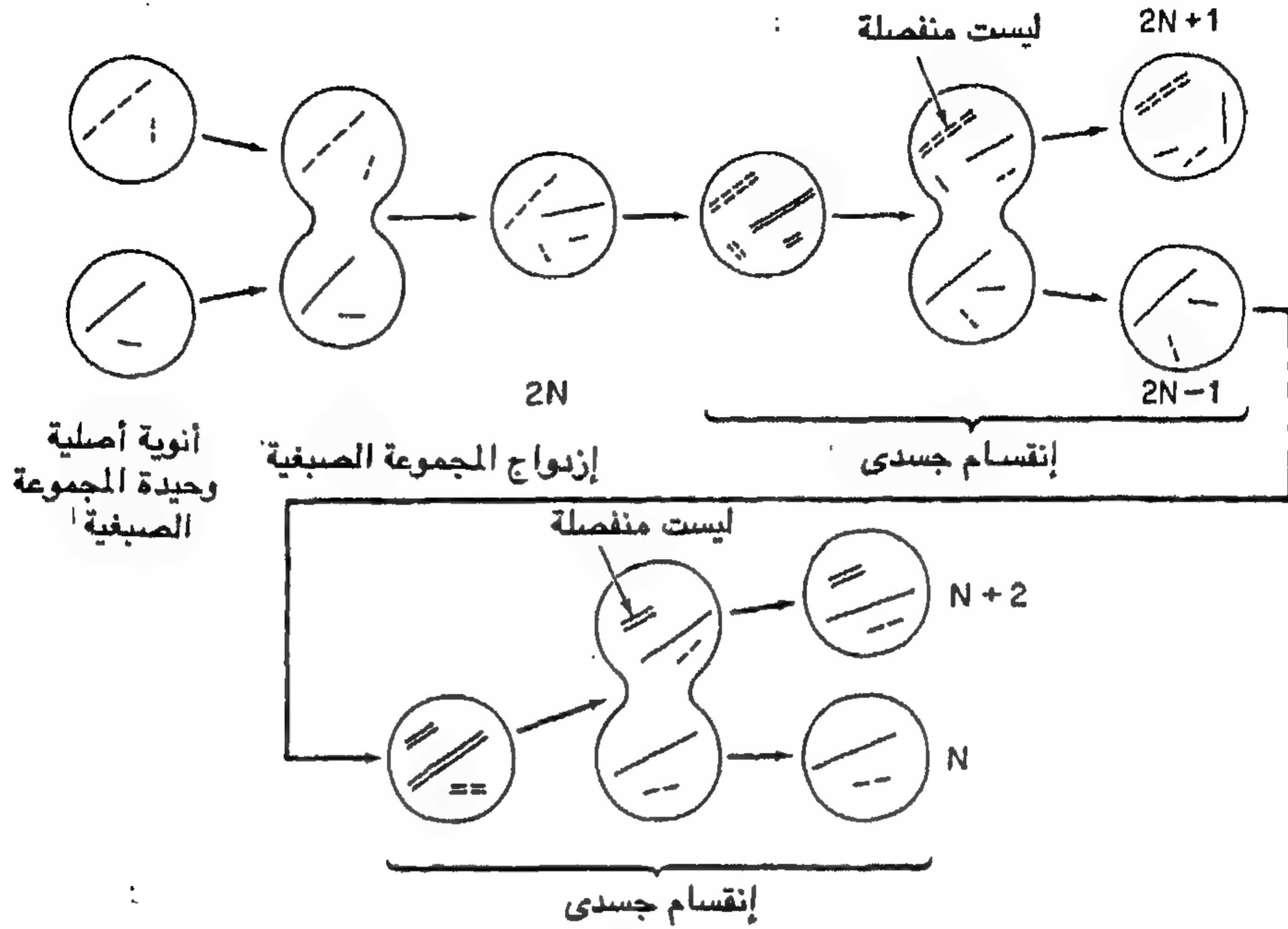
عامل نمو آخر . تخيل ، على سبيل المثال ، أن ميسليوما يحتاج إلى إمداد خارجى من الثيامين ولكن لا يحتاج إلى الحمض الأمينى ليوسين ، وأنه يتحد مع ميسلوم آخر يحتاج إلى مصادر خارجية من الليوسين ولكنه يستطيع تخليق الثيامين . إن المتباين النووى الناتج ، حينئذ ، سيحتوى على أنوية يمكنها التحكم فى التخليق الحيوى لأى من الثيامين أو الليوسين . يأخذ التكامل مكانه ، ويوجه أحد طرازى الأنوية تخليق الثيامين فى حين يوجه الطراز النووى الآخر تخليق الليوسين . ويكون كل طراز نووى قد كوفىء لنقصه فى الآخر ، ويكون المتباين النووى الناتج ليس فى حاجة إلى إمدادات خارجية من أى من الثيامين أو الليوسين . والمتباين النووى الذى يحدث به تكامل يملك نطاقا واسعا من المرونة الفسيولوجية . والفطر قد "يخزن" طرازا نوويا والذى لا يستطيع البقاء وحده فى الظروف البيئية السائدة ، ولكن بتغير هذه الظروف ، قد يكون هذا الطراز النووى ضروريا لبقاء المتباين النووى . قد يسمح الفطر بأخذ نفع من مصادر غذائية جديدة ، مثلا ، باستخدام الطاقات الأيضية للنواة المخزنة . وهذه تكون متميزة بصورة خاصة لأن ذلك يمكن أن يحدث دون التأخير للمرور فى دورات جنسية وانتخاب طرزا نووية ملائمة . وإذا حدث التغير البيئى ؛ فإن فرص بقاء الفطر تزداد بأن يملك مخزونا وراثيا كبيرا والذى عن طريقه يمكنه أن يرسم مادة التكيف .

الدورة التزاوجية الجانبية : Parasexual Cycle

تأخذ الدورة التزاوجية الجانبية مكانها داخل المتباين نووى . والدورة التزاوجية الجانبية هى تتابع يتضمن : (١) تكوين المتباين النووى ، (٢) إزدواج المجموعة الصبغية فى الأنوية ، (٣) إعادة مخزون الأنوية ثنائية المجموعة

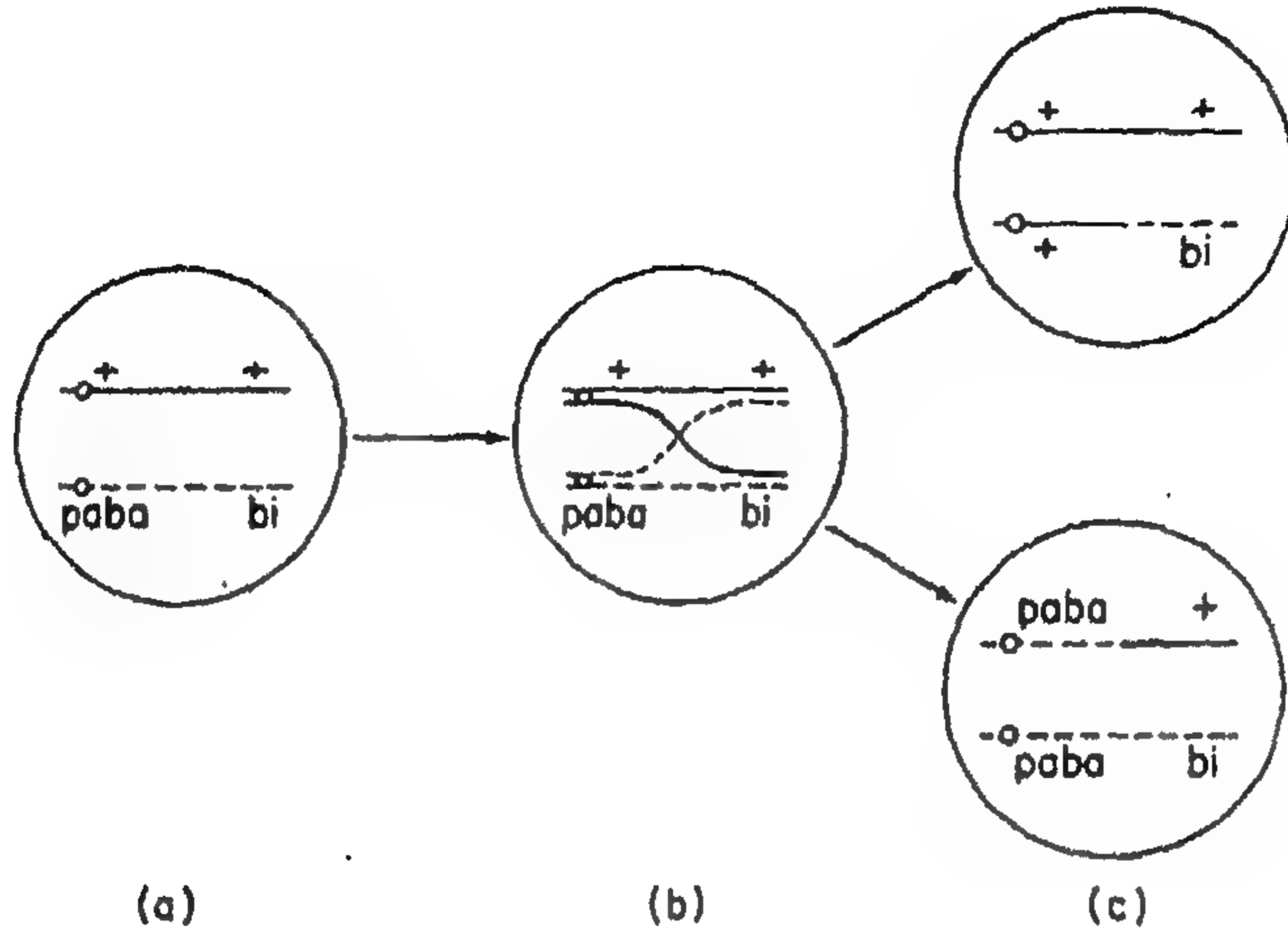
الصبغية إلى حالتها أحادية المجموعة الصبغية (تفريد المجموعة الصبغية) (شكل ٤٢) . ويتضمن تفريد المجموعة الصبغية سلسلة انقسامات جسدية غير متماثلة وغير منتظمة تحدث للأنوية ثنائية المجموعة الصبغية . وعموما ، فإن الأنوية الناتجة من الانقسامات الجسدية تكون ذات أعداد غير متساوية من الصبغيات لأن الكروماتيدات المتماثلة تفشل في الانفصال (فهي غير متباعدة) أثناء الطور الانفصالي . وينتج عن هذا نواة بنوية بها كروموسوم (صبغى) واحد كثير جدا ($2n + 1$) ، فى حين تفتقر النواة البنوية الأخرى إلى كروموسوم ($2n - 1$) . وتكون كل من هاتين النواتين الآن غير حقيقية المجموعة الصبغية (aneuploid) ، كما أنها لا تملك حتى أوضاع صبغية مثل تلك التى فى n أو $2n$. والنواه غير حقيقية المجموعة الصبغية الناقصة ($2n - 1$) يمكن أن تفقد كروموسومات أخرى فى الانقسامات الجسدية المتتالية بنفس الطريقة حتى تختزل إلى الحالة أحادية المجموعة الصبغية . ويقدر Pontecorvo (1958) ذلك بواحد فقط من كل ألف نواه أحادية المجموعة الصبغية فى المتباين النووى للفطر *Aspergillus niger* الذى دخل فى تفريد المجموعة الصبغية .

والعبور الجسدى (Mitotic crossing - over) يمكنه أن يصاحب الدورة التزاوجية الجانبية (شكل ٤٣) . وفى العبور الجسدى ، تستبدل أجزاء من الكروموسومات بأجزاء متشابهة تماما بين الصبغيات المتماثلة ، ويفترض حدوث ذلك فى وقت تضاعف الصبغيات . وإذا أعيد جميع الجينات السائدة والرجعية ، فإن تتابع تفريد المجموعة الصبغية قد ينتج أنوية بنوية تختلف وراثيا عن تلك التى تتكون إذا لم يحدث هذا الاستبدال . ولكل عشر أنوية أحادية المجموعة الصبغية اشتقت من خلال الدورة التزاوجية الجانبية ، ربما تكون نواة واحدة فقط مرافقة ومشتقة من هذا العبور الجسدى (Pontecorvo, 1958) .



شكل (٤٢): تفريد المجموعة الصبغية ، بادئا بنواتين أحاديتي المجموعة الصبغية المختلفتين وراثيا في المتباين النووي ، وتنتهي بتكوين نواه أحادية المجموعة الصبغية تختلف وراثيا عن الأنوية الأصلية.

وتشابه الدورة التزاوجية الجانبية التكاثر الجنسي . ويختلف ذلك عن الخيوط الفطرية التي يجب أن تتحد (اندماج بلازمي) وأن تحتل أنويتها (المشيحية) نفس الميسليوم . هذه الأنوية يمكن أن تتحد (اندماج نووي) لتكون نواه ثنائية المجموعة الصبغية (لاقحة) . ويمكن أن يحدث إعادة التوافق الوراثة ، كما تختزل النواه ثنائية المجموعة الصبغية إلى الحالة أحادية المجموعة الصبغية (ولكن دون حدوث انقسام اختزالي) . وتتعرض الأنوية أحادية المجموعة الصبغية معادة التوافق إلى ما يسمى بالجراثيم اللاجنسية ، والتي تختلف وراثيا عن الميسليوم الأب .



شكل (٤٣) : العبور الجسدى بين زوج فردى من كروموسومين (صبغيين) متجانسين . ويمكن أن يحدث هذا عند بعض النقاط أثناء تفريد المجموعة الصبغية : (a) نواة ثنائية المجموعة الصبغية والمتباينة للجينات *paba* (تفتقر إلى تكوين حمض بامينوزويك) ، *bi* (تحتاج البيوتين) ؛ (b) عبور عند تضاعف الكروموسوم (فى طور الأربع أذرع) ؛ (c) نواتين مختلفتين وراثيا تكونتا بعد الانعزال الكروموسومى .

ورغم أن الدورة التزاوجية الجانبية تماثل التكاثر الجنسى ، فإنها أقل كفاءة فى إنتاج أنوية ذات توافق جديد . ويقدر Pontecorvo (1956) أن تردد بدء العبور الجسدى فى الأنوية يكون ٥٠٠ - ١٠٠٠ مرة أقل عنه فى العبور الاختزالى (المباشر) . وبالرغم من أن هذا الرقم المبدئى للأنوية الناتجة بواسطة التوافق الجسدى يزداد خلال الانقسامات المتتالية قبل أن تتكون الجرثومة ، فإن احتمال انعزال أى نواه فردية فى جرثومة فردية يكون ضئيلا . وفى التكاثر الجنسى ، فالحقيقة أن كل جرثومة نتجت عن الانقسام الاختزالى تستمر كنواة ذات توافق جديد .

والدورة التزاوجية الجانبية أداة مفيدة لعالم الوراثة الفطرية . وكما نوقش فى

الفصل السادس - الجزء الأول ، تفتقر كثير من الفطريات - ظاهريا - للتكاثر الجنسي ، ولهذا السبب فإن الدراسات الوراثية المبينة على التكاثر الجنسي لا يمكن أن تنجز . والطفرات وكذلك السلالات الوراثية الواضحة يمكن أن تستحث للعبور وبذلك يمكن أن تشتق التراكيب ذات المتوافق الجديد من الدورة التزاوجية الجانبية . وباستخدام الطرق المناسبة من التحليل الوراثي ، يمكن الحصول على معلومات عن موضع ونشاط الجينات فى هذه الفطريات . فمثلا ، تتركز بعض الدراسات الحديثة حول التحكم الوراثي فى إنتاج سموم الأفلاتوكسين (تناقش الأفلاتوكسينات فيما بعد فى الفصل الخامس) (Popa, 1977, 1978) .

إنتشار التباين النووي والدورة التزاوجية الجانبية :

Distribution of Heterokaryosis and Parasexuality

يحدث كل من التباين النووي والدورة التزاوجية الجانبية فى أفراد الفطريات الديتيرية (الناقصة) التى ليس لها تكاثر جنسى معروف وتؤدى إلى مصدر معنوي للتباين الوراثي لهذه الفطريات ، والتى ينتج عنها إتحاد مشيجي وانقسام اختزالي . وهذه الفطريات كثيرة الوجود والعديد منها طفيليات عالية التخصص ، وفى حديث عام ، فإنها بقيت وانتشرت بسهولة باستخدام الاختلاف فى التباين النووي واشتراك الدورة التزاوجية الجانبية فى دورات حياتها .

ويحتمل حدوث التباين النووي والدورة التزاوجية الجانبية بصورة شائعة بين الفطريات الخيطية الأسكية والبازيدية ، ولكنها غير معروفة الحدوث فى قسم الفطريات ذوات الأذنان Division Mastigomycota . وتؤدى هذه الدورات إلى تباين جسد مباشر فى الطور الخضري لدورة الحياة ، ولكن الدور الاضافي والمعنوي يتم خلال التكاثر الجنسي . وفى حالات مؤكدة ، تعتمد قابلية انجاز

تكاثر جنسى على القابلية الوراثية لتكوين متباينات نووية (والفطريات البازيدية هي فطريات من هذا النوع) . وقد اعتبر التباين النووي على أنه آلية محتملة تؤدي إلى تأسيس الجنس (sex) فى الفطريات (Whitehouse, 1949) .

مفهوم التكاثر اللاجنسى : A Concept of Nonsexual Reproduction

قليل من الفطريات تتكاثر "بدون جنس Without sex" أو بدون الاشتراك فى تباين وراثى فى دورات حياتها الدورة الجنسية إما المستترة cryptic أو "الظاهرة" overt (Raper, 1959) . والفكرة العامة عن التكاثر اللاجنسى فى الفطريات يجب أن تتحدد بالتكوين الفعلى للجراثيم التكاثرية اللاجنسية والتراكيب المصاحبة لها والتي يحدث بها انقسام اختزالى كمتطلب سابق لتكوينها . وتتضمن هذه الجراثيم اللاجنسية الجراثيم الهدبية ، الجراثيم الاسبورانجية ، الجراثيم الكونيدية ، الجراثيم الكلاميدية ، والأويدات . وسوف تتضمن التراكيب المصاحبة حوافظ الجراثيم الهدبية ، الحوافظ الاسبورانجية ، الحوامل الكونيدية ، الأوعية البكنيدية ، والكويمات الكونيدية . وتنتج الجراثيم اللاجنسية غالبا كجزء منتظم من دورة حياة الفطر المتكاثر جنسيا .

التكاثر الجنسي : Sexual Reproduction

يسمح التكاثر الجنسي بالعديد من التباينات الوراثية لأنه عملية تتحد فيها أمشاج مختلفة وراثيا وتحدث أنواعا عشوائية من الأليلات عند الانقسام الاختزالى . وهذا التباين يعتبر هاما بصفة خاصة لتلك الفطريات التى لم تؤسس متباينات نووية . والعدد الكبير من التراكيب الوراثية داخل عشيرة أو نوع يجعل التهيو أكبر لإمكانية تغير الظروف البيئية عما يفعله عدم تباين التركيب الوراثى لكائن مماثل يتكاثر لا جنسيا .

وأبعد من ذلك ، فإنه يوجد تباين وراثى أكبر فى العشيرة التى تكون أفرادها عقيمة ذاتيا ولكنها خصبة عند اعتبار الأفراد المتوافقة فى نفس العشيرة أو العشائر القريبة ، والتى بذلك تجعل التربية الخارجية أو التربية المختلطة إجبارية . وعلى النقيض من ذلك ، فالتربية الداخلية المستمرة (إخصاب ذاتى أو التزاوج مع أفراد مشابهة) تؤدي إلى خلق عشيرة متماثلة تفتقر إلى الكيفية التكيفية العظيمة للعشيرة ذات التربية الخارجية . والعديد من النباتات والحيوانات الراقية لها ميكانيكيات تضمن الإخصاب الخلطى وتستبعد الإخصاب الذاتى . فعلى سبيل المثال ، كثير من النباتات الخنثى تمتلك أعضاء تذكير وتأنث فى نفس الزهرة ، ولكن الإخصاب الخلطى مع أزهار أخرى يكون إجباريا لأن نضج حبوب اللقاح والبويضات يحدثان فى أوقات مختلفة أو يكون تركيب الأعضاء فى صورة تجعل من الإخصاب الذاتى أمراً مستحيلاً . وفى الكثير من النباتات والحيوانات ، تتولد أعضاء التذكير وأعضاء التأنث بأفراد مختلفة ، مما يؤدي هكذا إلى "جنسين" مختلفين (ثنائية المسكن) .

تماثل الميسليوم وتباين الميسليوم : Homothallism and Heterothallism

من بين الفطريات ، نجد أن الكثير خصب ذاتى فى حين يكون غيرها عقيما ذاتيا . والفطر الذى يكون خصباً ذاتياً تماثل الميسليوم (homothallic) وهو إما أن يخصب نفسه أو يتزاوج مع سلالة متماثلة وراثياً . وتحمل بعض الفطريات متماثلة الميسليوم أعضاء تذكير وتأنث متكشفة على نفس الثالوس وسوف يحدث التزاوج بالتالى بين هذه الأعضاء . ومن أحد فطريات هذا الطراز *Pyronema domesticum* ، الذى ينتج أنثريداته وأوعيته الأسكية من نفس خلايا الساق (أنظر شكل ٨١ الجزء الأول) . وكما سبقنا الإشارة ، فإن الإخصاب

الذاتى والتربية الداخلية يؤديان إلى تماثل وراثى . وعلى عكس ذلك ، تكون بعض الفطريات متباينة الميسليوم وتكون عقيمة ذاتيا . ويحتاج الفطر متباين الميسليوم (heterothallic) إلى شريك متوافق لكي يحدث التكاثر ، ولهذا السبب فإن التربية الخارجية تكون إجبارية .

ويظهر طرازين مختلفين أساسيين من تباين الميسليوم (whitehouse, 1949) ، فى تباين الميسليوم الظاهرى morphological heterothallism ، تنتج أعضاء جنسية غير متماثلة ظاهريا وبواسطة ثالوسات مختلفة ، ولكى يتم التزاوج يجب أن يأتى مشيج مذكر أو سباحة ذكورية من ثالوس للاتصال بالمشيج المؤنث المنتج بواسطة ثالوس آخر . والكثير من أفراد قسم الفطريات ذوات الأذنان لها خاصية تباين الميسليوم الظاهرى (وهذه تشمل بعض أنواع جنس *Achlya* ، (سيناقش فيما بعد) . أما تباين الميسليوم الفسيولوجى physiological heterothallism ، الذى يعتمد على عوامل وراثية متضمنة التوافق وعدم التوافق ، فهو كلية لا يعتمد على الاختلافات الظاهرية بين الذكر والأنثى . والفطر ذو التباين الميسليومى الفسيولوجى قد يفتقر إلى أعضاء جنسية متكشفة (مثل الفطريات البازيدية الخصبة التى تتزاوج بالاتحاد الهيفى) ولجعل الوضع أكثر صعوبة ؛ فإن الفطر ذو التباين الميسليومى الفسيولوجى يجب أن يمتلك أيضا أوعية مشيجية واضحة . وإذا كانت هذه هى الحالة ، فإنه حتى لو تكونت أعضاء تذكير وأعضاء تأنيث على نفس الثالوس ، فإن الفطر لن تكون له القدرة على إخصاب نفسه ، حيث أن له متطلبات أساسية لأنوية مختلفة وراثيا . وتشمل فطريات هذا الطراز الفطر الأسكى القرصى *Ascobolus stercorarius* ، وغالبية أنواع الفطر الأسكى القارورى *Neurospora* ، وفطريات الأصداء . ويجب أن

يحدث الاخصاب فى هذه الفطريات بين حافظة مشيجية مذكرة أو سباحة ذكرية تتولد على ثالوس وحافظة مشيجية مؤنثة تتولد على ثالوس آخر ، وأبعد من ذلك فإن الثالوسين يجب أن يكونا متوافقين وراثيا .

التحكم فى تباين الميسليوم الفسيولوجى :

Control of Physiological Heterothallism

يكون تباين الميسليوم الفسيولوجى تحت تحكم وراثى . فعند دراسة عملية التزاوج فى الفطريات بعناية ، فإنه عادة يوجد تحكم وراثى مفرز إما بواسطة أليلين على موقع فردى أو بواسطة سلسلة أليلية متعددة على موقع واحد أو موقعين . وكثيرا ما يوجد فطر ذو تباين ميسلومى فسيولوجى ولكنه لا يخضع تماما لحدى هاتين المجموعتين ، وهذا يحتمل أن له صفات خاصة لا تتقاسمها الفطريات الأخرى بصفة عامة (على سبيل المثال ، الفطر *Cochilobolus spicifer* كما جاء فى تقرير Nelson et al., 1977) .

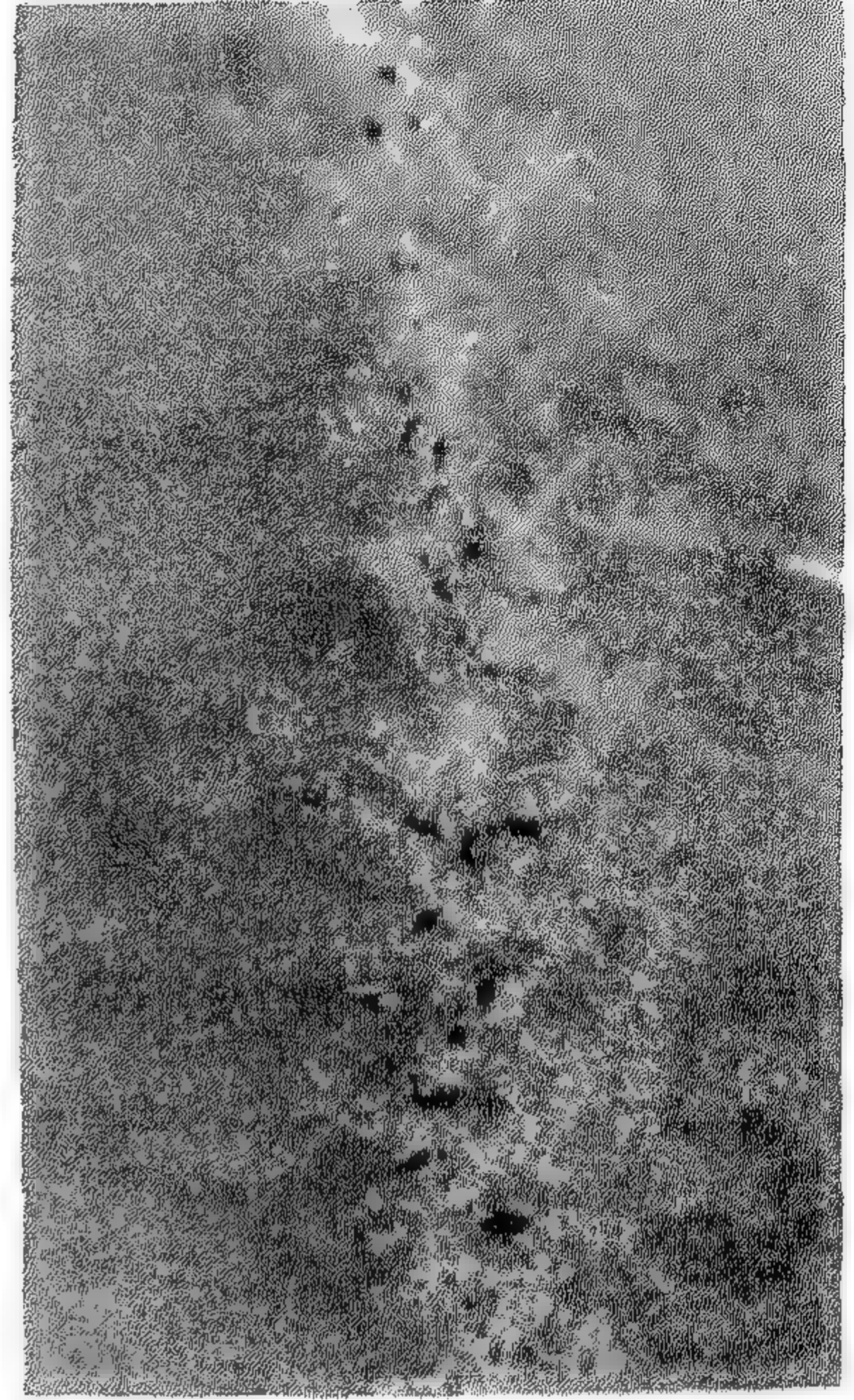
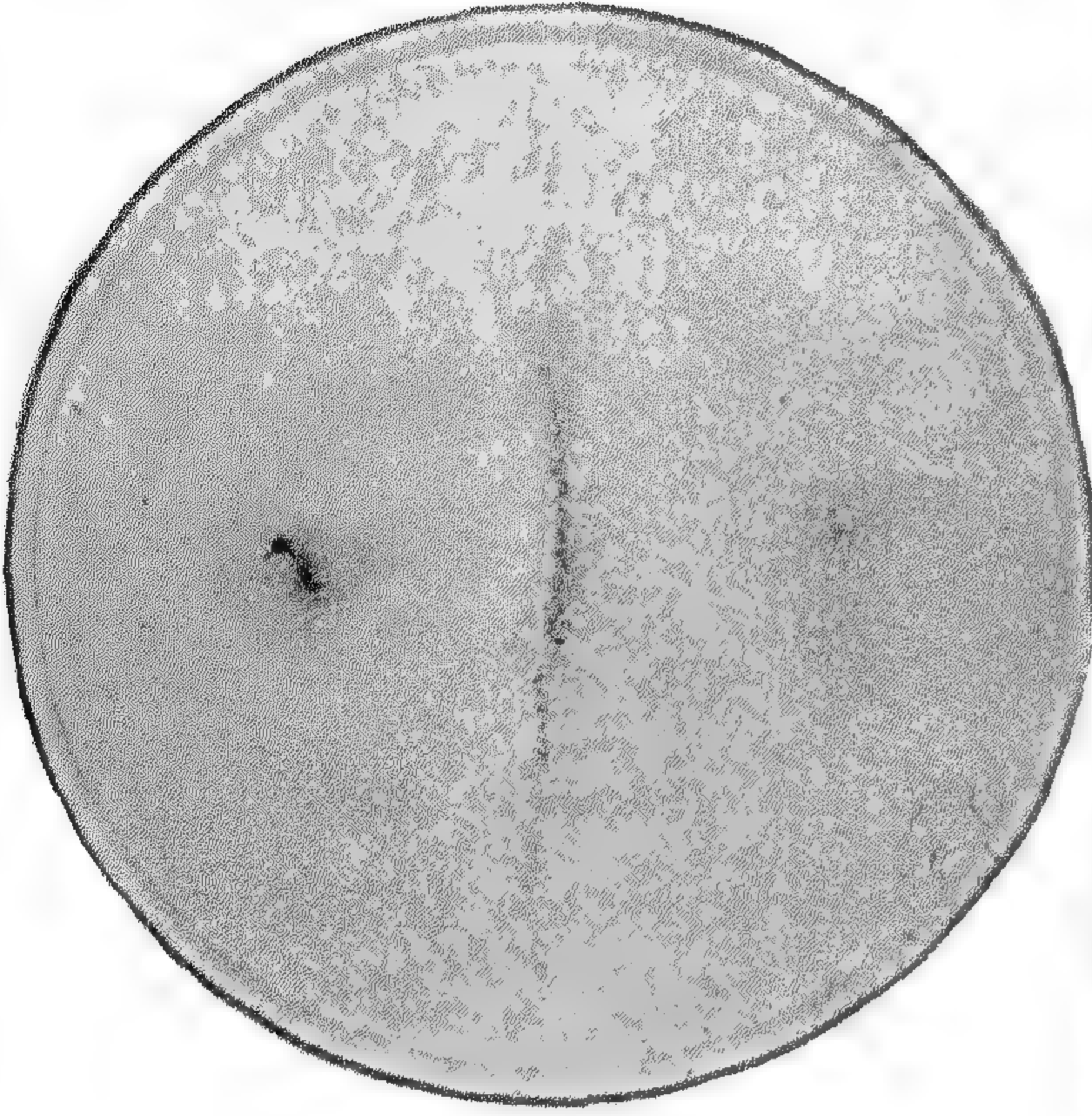
التباين الميسليومى لأليلين : Two - Allele Heterothallism . يتحدد التباين الميسليومى بأليلين بوجود أليلين على موقع واحد . وتقسم الأنواع التى تظهر التباين الميسليومى لأليلين إلى طرازين من الناحية الجنسية يصطلح عليها عادة كموجبة وسالبة أو A , a (Whitehouse, 1949) . وفى هذه الحالات الجنسية ، لا يمكن للسلاسل الموجبة أن تتزاوج مع سلالة موجبة أخرى ولكن يمكنها التزاوج مع جميع السلالات السالبة ، كما هو معروض فى شكل ٤٤ ، ٤٥ وتشمل أمثلة الفطريات ذات التباين الميسليومى لأليلين أفراد الميوكورالات مثل أجناس *Phycomyces* , *Rhizopus* , *Mucor* ؛ معظم أنواع الجنس الأسكى القارورى

Neurospora ؛ والفطرين الأسكيين القرصتين *Ascobolus magnificus* ،
Sclerotinia ؛ وفطر *Puccinia graminis* ؛ وفطر التفحم *Ustilago levis* .
 (Whitehouse, 1949)

	A	a		
A	-	+	A = "plus" strain	A = سلالة موجبة
			a = "minus" strain	a = سلالة سالبة
			+ = compatible cross	+ = تزاوج متوافق
a	+	-	- = incompatible cross	- = لا يحدث تزاوج

شكل (٤٤) : تفاعلات التزاوج للعزلات الممكنة لفطر متباين الميسليوم ثنائي الأليل .

التباين الميسليومي متعدد الأليلات ثنائي الأقطاب : - **Bibolar Multiple Allele Heterothallism** :
 في التباين الميسليومي متعدد الأليلات ثنائي الأقطاب ، يوجد موقع فردي يتحكم في الحالة الجنسية ، ولكن توجد سلسلة أليلية متعددة عند ذلك الموقع (Whitehouse, 1949) . ويكون اللقاء متوافقا إذا كانت الأليلات في الثالوسات المتزاوجة مختلفة . فمثلا ، إذا تخلينا الموضع مثل A ، يجب أن تكون الأليلات المتعددة $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$. والثالوس الذي يحمل الجين A_1 لا يمكنه التزاوج مع ثالوس آخر يحمل أيضا الجين A_1 ، ولكنه سيتزاوج مع ثالوس يحتوى أى من الأليلات الأخرى ، كما هو معروض في شكل ٤٦ . ويوجد التباين الميسليومي متعدد الأليلات ثنائي الأقطاب في معظم فطريات التفحيمات (Halisky, 1965; Raper, 1965) ، وفي قليل من الفطريات البازيدية المعدية (Burnett and Boulter, 1963; Fries, 1948) ، وفي فطر عيش الغراب *Coprinus comatus* (Whitehouse, 1949) .



شكل (٤٥) : التزاوج بين سلالتين موجبة وسالبة للفطر المتباين الميسليوم الفسيولوجى ، *Phycomyces blakesleeanus* . يتكون خط الجراثيم الزيجية عند تقابل السلالتين . يمين : منظر مكبر لخط الحوافز المشيجية (فاتحة) والجراثيم الزيجية (غامقة) .

التباين الميسلومى متعدد الأليلات رباعى الأقطاب :

Tetrapolar Multiple - Allele Heterothallism

يتشابه التباين الميسلومى متعدد الأليلات رباعى الأقطاب فى كل شئ مع الطراز ثنائى الأقطاب ، باستثناء وجود موقعين ، A ، B ، واللذان يحكمان التوافق . وينعزل هذين الموقعين عند الانقسام الاختزالى ذاتيا . وكل موقع يكون متعدد الأليلات ، مع وجود ١٠٠ أليل على الأقل (Raper, 1953) . ويحدث تزاوج متوافق إذا اختلفت كل من أليلات A ، B فى كلا الثالوسين . فمثلا ،

	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	
A ₁	-	+	+	+	+ = compatible cross - = incompatible cross
A ₂	+	-	+	+	
A ₃	+	+	-	+	شكل (٤٦) : تفاعلات التزاوج للعزلات الأربع الممكنة لفطر ثنائي الأقطاب .
A ₄	+	+	+	-	

الميسليوم الذى يحمل الأليلين A₁B₁ لن يتزاوج مع A₁B₁ ولكنه سيتزاوج مع A₂B₂ لأن الأليلات عند كلا الموضعين يختلفان (شكل ٤٧) . واللقاء بين A₁B₁ لا يكون متوافقا كلية مع A₁B₂ أو A₂B₁ لأنه إما أن تكون الأليلات عند الموقع A متشابهة أو تكون كذلك عند الموقع B .

وفى فطريات كثيرة ، إذا أجريت اللقاءات بين خيوط فطرية تحمل إما أليلات متشابهة من A أو أليلات متشابهة من B ، يمكن أن تتأسس المتباينات النووية ولكن الثمرة الجرثومية نادرا ما تتكون . وإذا كان المتباين النووى متشابهها فى أليلات A ومختلفا فى أليلات B لحدث التفاعل المسطح flat reaction (شكل ٤٧) . ويكون نمو هذا الطراز من المتباين النووى هشا ، ضعيفا وذو هيفات مبعثرة غير منتظمة التفرع فى الميسليوم القديم (Raper and San Antonio, 1954) . ويتميز أيضا نمو المتباين النووى المتكون بعد تزاوج هيفات تحمل أليلات B متشابهة وأليلات A متباينة بصفات خاصة . أذ يعطى المتباين النووى ذو أليلات B المتشابهة تفاعل القضيب المستعرض barrage (شكل ٤٧) . حيث تنمو الخيوط الفطرية للمستعمرتين المتزاوجتين كل تجاه الأخرى ولكن النمو يتوقف عند

	A ₁ B ₁	A ₁ B ₂	A ₂ B ₁	A ₂ B ₂
A ₁ B ₁	-	FL	B	+
A ₁ B ₂	FL	-	+	B
A ₂ B ₁	B	+	-	FL
A ₂ B ₂	+	B	FL	-

FL = تفاعل مسطح
 B = القضيب المستعرض
 + = تزاوج متوافق
 - = لا يحدث تزاوج

شكل (٤٧) : تفاعلات التزاوج للعزلات الأربع الممكنة لفطر رباعى الأقطاب .

المركز ، تاركا شريطا (نطاق القضيب المستعرض) ذو نمو ضعيف يفصل كلتا المستعمرتين (Papazian, 1950; Raper, 1953). كما لوحظ أيضا حدوث متباينات نووية متشابهة فى أليات AB (Middleton, 1964). وفى حالة المتباين النووى AB ، تنمو المستعمرتين الأصليتين كل فوق الأخرى .

وفى بحثه عن المتباينات النووية للفطر *Schizophyllum commune* ، وجد Parag (1965) أن أليات A المتشابهين يحولان دون ظهور الروابط الكلابية ، ويغيران انتظام التوزيع النووى ، ويسببان حالة غير طبيعية فى الشكل الظاهرى والأيض للميسليوم . ويمنع أليات B المتشابهين هجرة الأنوية ، اكتمال الروابط الكلابية ، الاندماج النووى ، والانقسام الاختزالى . وغالبا يتم التحكم فى الفطريات رباعية الأقطاب الأخرى بنفس الطريقة .

وتحدث الرباعية القطبية فى غالبية الفطريات البازيدية الخسبة ، الفطريات البازيدية المعدية ، وفى فطر التفحم *Ustilago maydis* .

التحكم في تباين الميسليوم الظاهري :

Control of Morphological Heterothallism

لقد عرف القليل عن التقسيم الوراثى للجنس الظاهرى مقارنة بالجنس
الفسىولوجى ، ولا يوجد نموذج عام للتحكم الوراثى لاعلانه . ولدينا مثال وحيد
للتحكم الوراثى فى الجنس الظاهرى .

لقد درست الدورة الجنسية للفطر الأسكى القارورى *Nectria haematococca* var. *cucurbitae* (والمعروف شكلا بالفطر *Hypomyces solani* var. *cucurbitae*) (Bistis and Georgopoulos, 1979; El-Ani, 1954; Hansen and Snyder, 1943; Snyder and Hansen, 1954). وهذا الفطر متباين الميسليوم فى أليلين ، وذو عاملى توافق A ، a أو موجب وسالب . وإضافة إلى تباين الميسليوم الفسيولوجى هذا ، يوجد تباين ميسليومى ظاهرى تحت تحكم وراثى غير مرتبط . والتراكيب الجنسية المؤنثة عبارة عن أوعية قارورية أولية تنتج شعيرات أنثوية . وبعد حدوث الاندماج البلازمى مع جرثومة كونيدية (تقوم بوظيفة عضو التذكير) ، تنمو الأوعية القارورية الأولية إلى ثمار أسكية قارورية . وتحمل بعض الثالوسات جراثيما كونيدية تقوم بوظيفة واحدة (يرمز لها بالرمز «مذكرة») فى حين تحمل مزارع أخرى أوعية قارورية أولية (يرمز لها بالرمز «مؤنثة») . وتكون ثالوسات ثالثة خنثى وتنتج كلا التركيبين المذكر والمؤنث . وبالإضافة إلى الأشكال الجنسية الخصبة هذه ، توجد حالة عكسية «متعادلة» ، وهى حالة ميسليوم عقيم جنسيا حيث لا يحمل جراثيما كونيدية والتى تقوم بدور أعضاء التذكير ولا الأوعية القارورية الأولية . ويمكن الحصول على هذه الطرز الجنسية الأربعة من لقاء فردى ، بنسبة ١ : ١ تقريبا بعد تزاوج مذكر مع مؤنث .

وقد قدر (Hansen and Snyder, 1943) أن هذه الحالات الجنسية الأربع تم التحكم فيها بالجينين m ، M ، والليزان يحددان إنتاج أو عدم إنتاج الكونيديات ، وبالجينين c ، C ، الليزان يحددان نمو أو وقف نمو الأوعية القارورية الأولية . ويمكن تمثيل اللقاء العلوى ، بالتركيب الوراثى التالى :

mC (مؤنث) \times Mc (مذكر) \longleftrightarrow mC (مؤنث) : Mc (مذكر) :
 mc (متعادل) : MC (مخنث)

وحيث أن هذه الجينات غير أليلية مع تلك التى تحدد التوافق الفسيولوجى ، فإن الحالتين الجنسيتين الظاهرية والفسيولوجية سوف تنعزلان فى لقاءات متناسبة (Hansen and Snyder, 1943; Snyder and Hansen, 1954) .

+ ، - = طرز تقابل فسيولوجى

N = متعادل F = مؤنث

M = مذكر H = مخنث

I. H^- : H^+ \longleftrightarrow H^- \times H^+

II. M^- : M^+ : H^- : H^+ \longleftrightarrow M^- \times H^+

III. H^- : H^+ : F^- : F^+ \longleftrightarrow H^- \times F^+

IV. N^- : N^+ H^- : H^+ : M^- : M^+ : F^- : F^+ \longleftrightarrow M^- \times F^+

هذا وتوجد مناقشة أخرى حول *Nectria haematococca* var. *cucurbitae* بعد عدة صفحات (تحت عنوان التحكم الهرمونى فى المشيج وتجاذب الحوافظ المشيجية) .

تطور التباين الميسليومي : Evolution of Heterothallism

إن تماثل الميسليوم هو السائد فى قسم الفطريات ذوات الأذنان وتحت قسم الفطريات الزيجية ، وشائع فى تحت قسم الفطريات الأسكية ، وغائب تقريبا فى تحت قسم الفطريات البازيدية ، حيث يسود تباين الميسليوم . فغالبيت الفطريات إذن متماثلة الميسليوم . ويفترض أن تماثل الميسليوم هو الحالة البدائية وأن تباين الميسليوم قد نَمى منه (Raper, 1959, 1960) . ولتباين الميسليوم دعم اختياري يفوق تماثل الميسليوم حيث أنه يزيد التربية الخارجية والتباين . والتطور الفعلى لتباين الميسليوم وكذلك طرز التوافق غير معروفين ، ويوجد فى هذا الصدد أفكار مختلفة .

ولرؤية التطور الممكن لتباين الميسليوم الفسيولوجى ، نعرض النظام المطروح بواسطة Whitehouse (1949) . إن حالة تماثل الميسليوم البدائية قد حل محلها شكل مبسط من تباين الميسليوم حيث يوجد فى موقع التحكم التوافقى أليلين فقط . كما حدث الاتحاد الهيفى بالفعل مسبقا ، ولكنه يتحدد بصورة غير معنوية حيث أن الأنوية ذات الطراز التزاوجى الفردى هى الموجودة فقط ؛ ولكن بتطور طرز الأنوية المختلفة فإن المتباينات النووية تتكون والتى تحتوى على أنوية ذات طرز تزاوجية مختلفة . ولم تكن هناك حاجة للأعضاء الجنسية لوقت طويل لجمع الأنوية المشيجية سويا ، وكانت مفقودة إما جزئيا أو كليا . ومع الاضافة الأخرى للأليلات والموقع الآخر ، نَمى التباين الميسليومى المتعدد الأليلات لكل من ثنائى القطبين ورباعى الأقطاب .

نمو التراكيب التكاثرية ، Development of Reproductive Structures

إن تولد التراكيب التكاثرية ، متضمنة الأعضاء الجنسية ، الأمشاج ، والثمار الجرثومية ، هى عملية محددة تماما ولا تخضع لنفس التحكم مثل تلك العوامل التى تحدد التوافق الجنسى . ويمكن أن يعزى التحكم فيها إما بواسطة الجينات أو الهرمونات .

التحكم الوراثى : Genetic Control

كمثال للتحكم الوراثى فى نمو التراكيب التكاثرية ، سندرس الفطر *Glomerella cingulata* ، وهو أحد الفطريات الأسكية القارورية متمثلة الميسليوم . لقد تم الحصول على عدد كبير من طفرات الفطر *G. cingulata* حيث تلائم كلا من التفاعل التزاوجى ونمو الثمرة الأسكية القارورية (Wheeler, 1954) (Wheeler and McGahen, 1952) . وكل جين طفرى يسد حاجات جزئية أو كلية تؤدى إلى تكوين ثمرة أسكية قارورية ناضجة . ويحدث ذلك فى المراحل التالية :

١- نشأة الأوعية القارورية : تتحكم الجينات عند الموقع A فى انتاج الأوعية القارورية أو الجراثيم الكونيدية ، وتتحكم الجينات عند الموقع B فى ترتيب الأوعية القارورية (مشطية أو مبعثرة) . ولا تتكون بادئات الأوعية القارورية إذا وجدت طفرة الجين A_1 ، ولكن تكوينها يحدث جزئيا عند تقابل A^+ مع B^+ . ويزول هذا التكامل الأخير إذا حلت A^2 أو B_1 عند أحد هذين الموقعين (ويكون هذا ، إذا كان التركيب الوراثى إما A^+B_1 أو A^2B^+) .

٢- الاندماج البلازمى : تؤدى معظم الطفرات الجينية إلى حدوث الاندماج البلازمى . وتتحكم الجينات غير الأليلية arg^1 ، bi^1 ، th^1 فى مدى الحاجة لعوامل

التحكم الهرمونى : Hormonal Control

إن كل كائن ، أوى أو راق ، يجب أن يحتوى على درجة ما من التعضى الداخلى . والتحكم الأوى لهذا التعضى هو نتيجة للجينات الموجودة ، بينما يكون التحكم الثانوى نتيجة للأجهزة المنظمة التى تعمل . والأجهزة المنظمة نفسها تكون تحت تحكم وراثى .

ففى الحيوانات ، تعمل الأجهزة المنظمة جزئيا من خلال الأفراد وفعل الهرمونات . وتفرز الهرمونات الحيوانية بكميات ضئيلة ولها تأثير متخصص على عضو آخر ، فهى عادة تتحرك بعيدا عن العضو الذى أفرز الهرمون . كما توجد أيضا مواد شبيهة بالهرمونات ، وهى الأوكسينات ، فى النباتات الراقية . ومثل الهرمونات الحيوانية ، تنتج الأوكسينات بكميات ضئيلة ولها تأثير فسيولوجى على جزء نباتى بعيد عن المكان الأوى الذى أنتجت فيه . وبالمقارنة بالهرمونات الحيوانية ، على أى حال ، فإن تأثير الأوكسينات لا يكون محدودا ، فتخدم الأوكسينات كعوامل نمو عامة حيث لا تكون متخصصة لأى جزء من النبات ، ولكنها تسبب تغيرات فسيولوجية عالية التخصص فى الخلية .

وقد ثبت حدوث النمو الذى تتحكم فيه الهرمونات فى التراكيب التكاثرية للفطريات الحقيقية . وهذه الهرمونات - مثل تلك المنتجة بواسطة الحيوانات - تنتج بكميات بسيطة ، وتنتشر من جانب إنتاجها ، وفى النهاية تظهر تأثيرا على التخصص على عضو بعينه من الفطر . ويستبعد من هذا الوصف للهرمونات بعض المواد مثل القيتامينات ، البيورينات ، وعوامل النمو الأخرى والتى تظهر عادة تأثيرا أكثر شمولية على التكاثر والنمو .

التحكم الهرموني فى التكشف الجنسى :

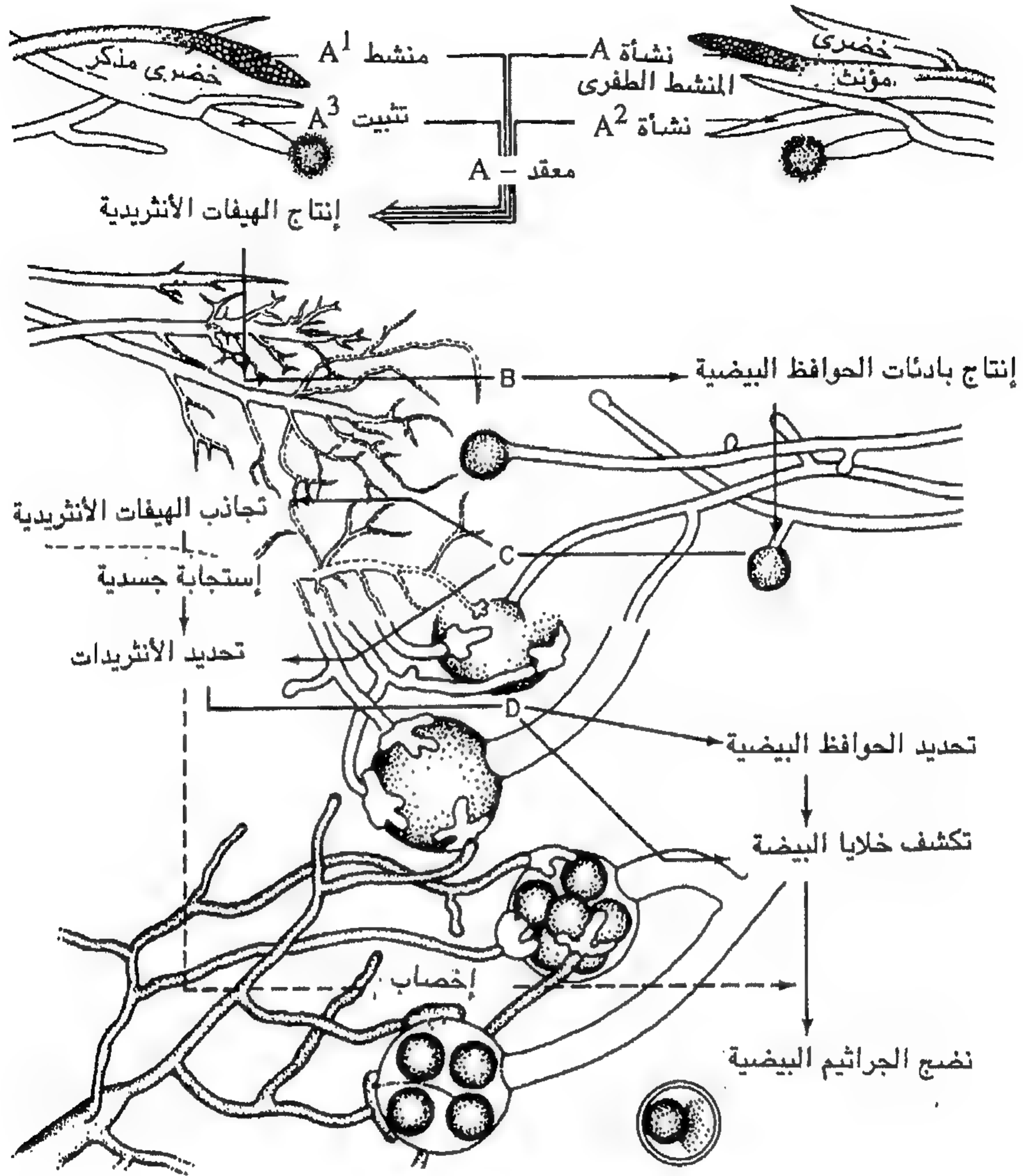
Hormonal Control of Sexual Differentiation

بعض الأنواع من الفطر المائى *Achlya* spp. تكون متباينة الميسليوم ظاهريا وتحمل الأعضاء الذكورية (الانثريدات) والأعضاء الأنثوية (الحوافظ البيضية) على ثالوسات مستقلة . وقد قام Raper (1951) بتقدير التحكم الهرموني على التكشف الجنسى فى جنس *Achlya* . وقد تغيرت كفاءة الثالوسات المذكرة والمؤنثة فى تتابعات الأحواض الصغيرة . ثم سمح للماء بالمرور خلال الأحواض فى اتجاه واحد فقط . فإذا كانت عوامل النمو أو الهرمونات قد أطلقت فى البيئة ، فإنه من الوجهة النظرية ستحتل هذه الثالوسات المرحلة من التتابع التى تشير للاستجابة لانطلاق الهرمون . وقد اكتشف من خلال هذا الترتيب أن سلسلة هرمونات عالية التخصص قد تكونت وهى التى تتحكم فى العملية الجنسية . فالنبات الخضرى المؤنث ينتج هرمونى A ، A^2 اللذان يستحثان تكوين الهيفات الأنثريدية على النبات المذكر . وينتج النبات المذكر عندئذ الهرمون A^1 الذى يمر للخلف إلى النبات المؤنث ، مؤديا إلى إستمرارية إنتاج الهرمونين A ، A^2 . وفى النهاية ينتج النبات المذكر الهرمون A^3 الذى يوقف فعل الهرمونين A ، A^2 ؛ وحينئذ تنتج الهيفات الأنثريدية هرمون B الذى يمر إلى النبات المؤنث حيث يستحث تكوين بادئات الحوافظ المشيجية البيضية . تنتج بادئات الحوافظ البيضية عندئذ هرمون C ، والذى :

- ١ - يستحث الهيفات الأنثريدية للنمو فى اتجاه الحوافظ البيضية حتى يتم التلامس الطبيعى بين الأعضاء ، (٢) يستحث تكوين وتمدد الأنثريدة فى النبات المذكر . تنتج الأنثريدات عندئذ هرمون D الذى يستحث ؛ (١) تمدد الحافظة

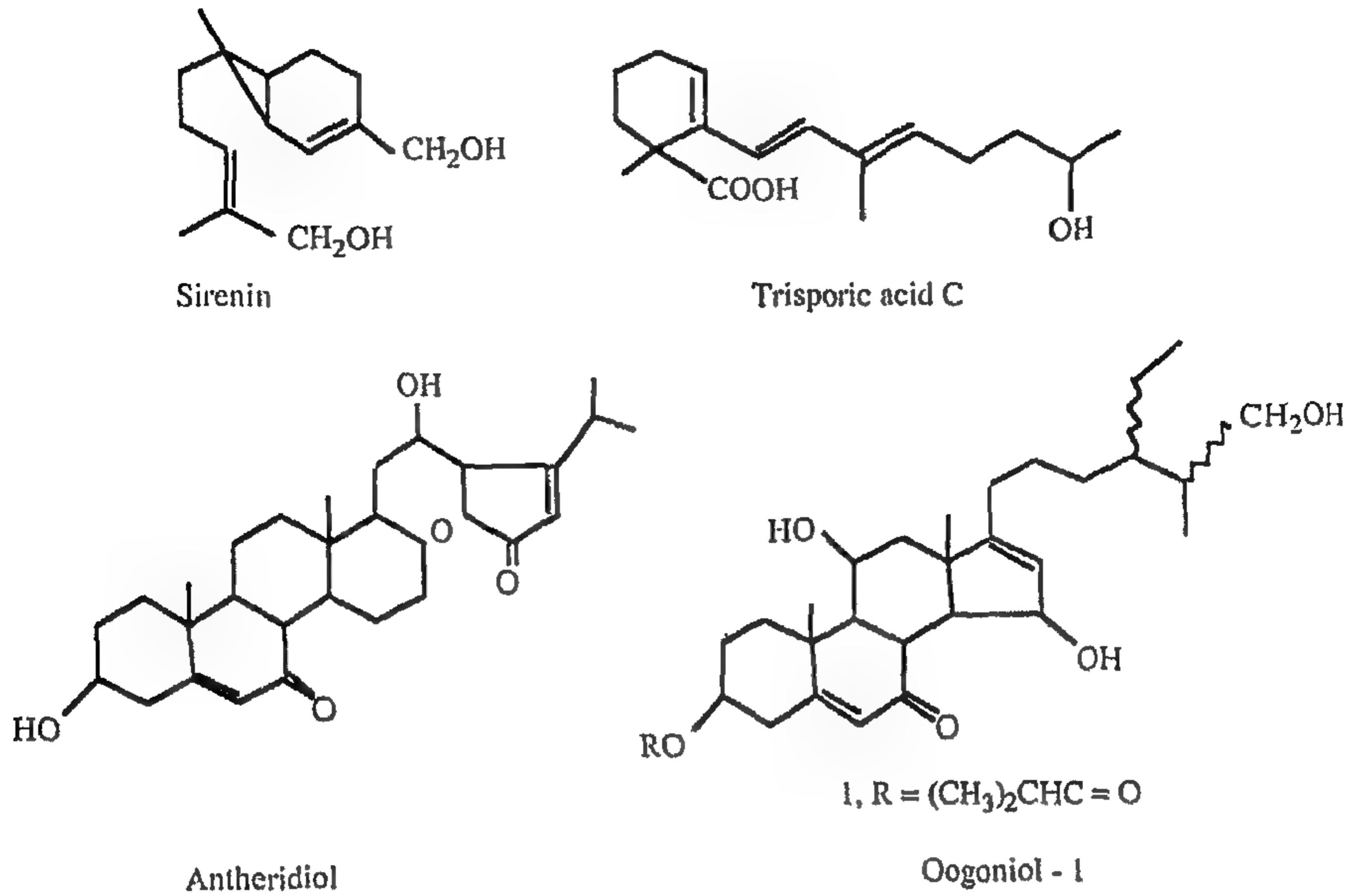
البيضية ، (٢) تكشف خلية البيضة . وبهذه الطريقة ، وكما ذكر Raper ، فإن الكشف الجنس فى *Achlya* يكون تحت تحكم سبعة هرمونات محددة على الأقل ، أربعة تفرز بواسطة الثالوس المذكر وثلاثة تفرز بالثالوس المؤنث . وهذا التابع يكون أكثر وضوحا فى شكل ٤٨ . والهرمونات ذات تأثير حتى فى كمياتها الضئيلة جدا ، وقد استحث هرمون A تكوين الهيفات الأنثريدية عندما وجد فى بيئة المزرعة بتخفيف ضئيل جدا ، يصل إلى ١٠-١٢ (Raper, 1951) .

وقد عزل كل من الهرمونين A ، B ووجد أنهما من الستيرويدات (شكل ٤٩) . ويطلق على هرمون A الآن اسم أنثريديول فى حين يطلق على الستيرويدات الثلاثة التى تعطى تأثير هرمون B اسم أوجونيول . ولأن الهرمونات تكون مؤثرة فى جرعاتها البسيطة جدا ، فإن كميات كبيرة من البيئات المزرعية يجب أن تستخدم للحصول على الهرمونات فى صورة نقية . وقد قرر Braksdal (1967) أن ٦٠٠٠ لترا من البيئة المزرعية كانت مطلوبة لإنتاج ٢٠ ميلليجرام فقط من بلورات الأنثريديول . وفعل الهرمونات عالى التخصص جدا ، فحتى الستيرويدات وثيقة القرابة فى التركيب قد فشلت فى استحداث أى استجابة مورفولوجية عندما اختبرت فى مزارع (Barksdale et al., 1974) . وقد درست طبيعة فعل الأنثريديول . فعند إضافة الأنثريديول إلى بيئة مزرعة ينمو بها ثالوس خضرى ، فإن الأنثريديول قد اختفى من بيئة المزرعة بواسطة الثالوس وتم تمثيله غذائيا (شكل ٥٠) . ويحتاج إمتصاص الأنثريديول هذا لحوالى ٦٠ دقيقة وتنشأ عنه زيادة فى معدل كل من RNA الرسول والريبوسومى وكذلك البروتين داخل الثالوس . ويمكن أن تظهر تأثيرات هذه التغيرات الأيضية مقدما فى صورة تغيرات وراثية ظاهرية (نشأة الأفرع الأنثريدية) ، والتى تبدأ بعد حوالى ٦٠ إلى



شكل (٤٨) : العلاقات المتداخلة بين الافرازات الهرمونية المتتابعة والشكل الظاهري فى أنواع جنس *Achlya* متباينة الميسليوم .

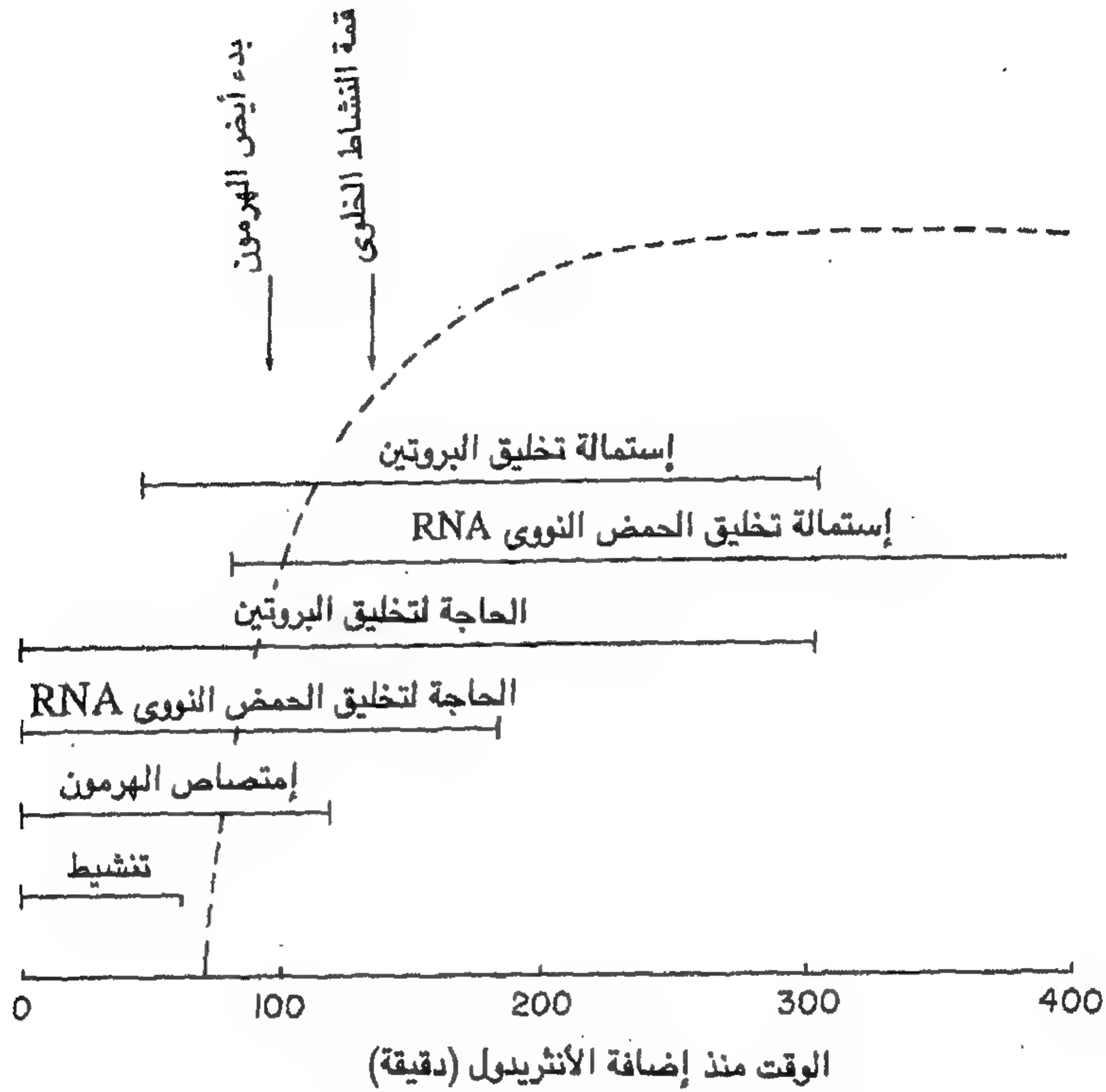
٩٠ دقيقة من إضافة الأنثريديول ولكنها تتطلب حوالى ٣٠٠ دقيقة لاكتمالها . وكل من RNA والبروتين مطلوبين لتدعيم نمو الأفرع الأنثريدية . وبعد حوالى ١٨٠ دقيقة ، لا يكون من الضرورى تخليق RNA إضافى ، ولكن تخليق البروتين



شكل (٤٩) : هرمونات فطرية .

يجب أن يستمر . كما توجد أيضا زيادة فى إنزيم السليوليز ، وهو مطلوب لاذابة
 جدر الأب للسماح للتفرع بأن يحدث (Timberlake, 1976) ، وزيادة إنزيم
 الكاتاليز فى الأجسام الدقيقة (Choinski and Mullins, 1977) .

ويصنع مخزوننا من الجلوكان (كربوهيدرات) أثناء النمو الخضرى ويكون
 موجودا فى السيتوبلازم . فإذا ما نقل الثالوس إلى بيئة تفتقر للجلوكوز ، فإن
 الجلوكان سوف يستخدم للسماح لبادئات الحوافظ المشيجية بأن تتكون (Faro, 1972) . ويمكن لظروف التغذية أن تؤثر على نشاط الأنثريديول ، فيجب توفر
 تركيزات مناسبة من مصادر النيتروجين والكربون لبدء تكون الأفرع الأنثريدية
 وهى كذلك تؤثر على عددها (Barksale, 1970) .



شكل (٥٠) : ملخص للحالات المصاحبة للتكشف المستحدث بالأنثريدول في *Achlya* . تشير الأقواس إلى الفترات الزمنية أثناء النمو حيث تحدث العملية . وتشير الخطوط المتقطعة إلى نسب الكشف الظاهري .

التحكم الهرموني في المشيج وتجاذب الحوافظ المشيجية :

Hormonal Control of Gamete and Gametangia Attraction

إن إحدى الخطوات الهامة في الدورة الجنسية هو أن تتصل الأمشاج أو الحوافظ المشيجية إحداها بالأخرى حتى يمكن حدوث الاندماج البلازمي . وتكون

التراكيب الجنسية فى الغالب متباعدة عن بعضها ويجب أن يتوفر تجاذب ما لى يحدث هذا الاتصال . والهرمونات أحيانا تكون هى المسئولة عن هذا التجاذب .

والأمشاج المذكرة لجنس *Allomyces* ، أحد الفطريات الكيتريدية ، تتجاذب للحوافظ المشيجية المؤنثة قبل وأثناء انطلاق الأمشاج المؤنثة . ويرجع هذا التجاذب إلى انطلاق هرمون سيرينين Sirenin من الأمشاج المؤنثة (Machlis, 1958 a) . وإذا حدث وانجذبت الأمشاج المذكرة إلى المؤنثة ، فإن إنتاج السيرينين يتوقف . وقد حصل على السيرينين فى صورة نقية ، وهو على العكس من الأنثريديول والأوجونيول ، ليس ستيرويد بل نظير كويتربين Sesquiterpene (Nutting et al., 1968) . والسيرينين له أهمية تاريخية خاصة حيث أنه أول هرمون نباتى عزل وميز كيميائيا (Machlis et al., 1969) . ويمكن للسيرينين أن يجذب الأمشاج المذكرة عندما يكون تركيزه ضئيلا جدا ويبلغ 10^{-10} مول ، ولكنه عند التركيزات الأعلى (10^{-4} مول) يفشل فى جذبها . ولا تنجذب الأمشاج المؤنثة من جنس *Allomyces* للسيرينين (Carlile and Machlis, 1965) .

والفطر *Nectria haematococca* var. *Cucurbitae* - نوقش سابقا - له أيضا نظام هرمونى يتضمن الجذب المشيجى . تنتج الشعيرة الأنثوية مادة أو أكثر تسبب حدوث تغيرات محددة فى الجرثومة الكونيدية . ينعكس توزيع هذه التغيرات على السيتوبلازم وتكوين الحلمات . وتفرز الجرثومة الكونيدية عندئذ مادة تسبب نمو الشعيرة الأنثوية تجاهها وتؤدى إلى حدوث الملامسة بها (Bists and Georgopolos, 1979) .

وعديد من أفراد الميوكورالات متباينة الميسليوم ، وكما نوقش فى الفصل الثالث - الجزء الأول ، تنتج الحواظ المشيجية بواسطة الخيوط الفطرية ذات طرز

التزاوج المختلفة . وتنتج الخيوط الفطرية لكل طراز تزاوجى مركب عطرى يمر عبر الهواء ويستحث الاستجابة فى الخيوط الفطرية من الطراز التزاوجى المعاكس . والمواد الطيارة النشطة التى تنتجها السلالة الموجبة هى ٤ - هيدروكسى ميثيل تراى سبوراتس ، بينما تلك المنتجة بواسطة السلالات السالبة هى تراى سبورينز (Nieuwenhuis and van den Ende, 1975) . ويلعب انتاج أحماض تراى سبوريك دورا إيجابيا كميكانكية تغذية عكسية تؤدى إلى استمرارية إنتاج مصادر المواد الطيارة (Werkman and van den Ende, 1973) . وتستحث هذه المركبات العطرية النشطة تكوين الحواظ المشيجية الأولية وتخليق كل من الكاروتين وحمض تراى سبوريك . والمزارع المتزاوجة تنتج حوالى ١٥ - ٢٠ مرة أكثر من الكاروتين المنتج فى المزارع المنفصلة لكل من طرازي التزاوج كما تنتج أيضا حمض تراى سبوريك ، الذى يمكن أن يشتق كيميائيا من بيتا - كاروتين . ويتكون حمض تراى سبوريك (شكل ٤٩) بواسطة كلا السلالتين الموجبة والسالبة ، وإذا استبعد أى من الرفيقيين فإن إنتاج الحمض يتوقف . وحمض تراى سبوريك النقى فى تركيزاته الضئيلة (١٠^{-٨} مول) سوف يستحث تكوين الحواظ المشيجية الأولية فى المزارع الموجبة أو السالبة غير المتزاوجة (Gooday, 1973; Kochert, 1978) . وإضافة حمض تراى سبوريك إلى المزارع السالبة من فطر *Blakeslea trispora* يؤدى إلى تكوين كم (يبلغ حوالى ٧٣ ضعفا) زيادة فى إنتاج الأصباغ الكاروتينية (Thomas and Goodwin, 1967) . ورغم أن أحماض تراى سبوريك تستحث التكاثر الجنسى بشدة ، إلا أنها لا تعتبر ضرورية . فطرات الفطر *Mucor mucedo* غير القادرة على الاستجابة لإضافة أحماض تراى سبوريك إلى المزرعة وجد أنها تستطيع التزاوج وإنتاج الحواظ المشيجية الأولية (Wurtz and Jockusch, 1975) .

التحكم الهرمونى فى استجابة الحافظة المشيجية ونمو الثمرة الجرثومية:

Hormonal Control of Gametangium Response and Sporocarp Development :

وجد Bistis (1956, 1957) أن التحكم فى نمو الجسم الثمرى القرصى للفطر الأسكى القرصى *Ascobolus stercorarius* يكون تحت تأثير هرمونى . والفطر *A. stercorarius* هو كائن ذو تباين ميسليومى فسيولوجى ولكنه مخنث ، حيث يحمل كلاً من أعضاء التذكير والتأنيث على نفس الثالوس . ويحدث الاندماج البلازمى باتصال أويده مع وعاء أسكى من طرازى تزاوج مختلفين . وإذا وضعت أويده على سطح آجار بالقرب من (وليست ملامسة) لخيوط فطرية من الطراز التزاوجى المعاكس ، فإن الخيوط الفطرية المنتجة للوعاء الأسكى سوف تتكشف . ويشير هذا إلى أن هرمون استحداث الأوعية الأسكية ينتج بواسطة الجرثومة الأويدية ، لأن هذا التأثير يحدث فقط من خلال اشعاعات تبعد حوالى ٥٠٠ ميكرون عن الخلية . ولا يوجد تحكم ظاهر للأويده أثناء بدء مراحل نمو الوعاء الأسكى حيث أنه يكون ملتفا . وتظهر الشعيرة الأنثوية فى النهاية ، ويظهر هذا العضو استجابة كيميائية موجبة وقوية تجاه الأويده . وإذا حركت الأويده لوضع قريب على سطح الآجار ، فإن الشعيرة الأنثوية ستغير اتجاه التفافها وسوف تتجه دائما نحو الأويده (شكل ٥١) . وإذا حركت الأويده عند هذه النقطة ، فإن نمو الشعيرة الأنثوية سوف يتوقف ، وفى بعض الحالات تعود الشعيرة الأنثوية إلى الحالة الخضرية . يحدث الاندماج البلازمى ، ويكتمل نمو الحافظة المشيجية الأسكية . وتنمو الهيفات المغلفة أسفل الحافظة المشيجية الأسكية ، وتحيطها ، وتكثر لتكون النسيج العقيم للجسم الثمرى القرصى . وتظهر هذه الخيوط الفطرية

غير المغلفة نموا موجهها والذي وبلا شك ينتج عن استجابة كيميائية موجبة لهرمون أو هرمونات تنتج بواسطة الحافظة المشيجية الأسكية .

وتشمل الخطوات الرئيسية للميكانيكية الهرمونية :

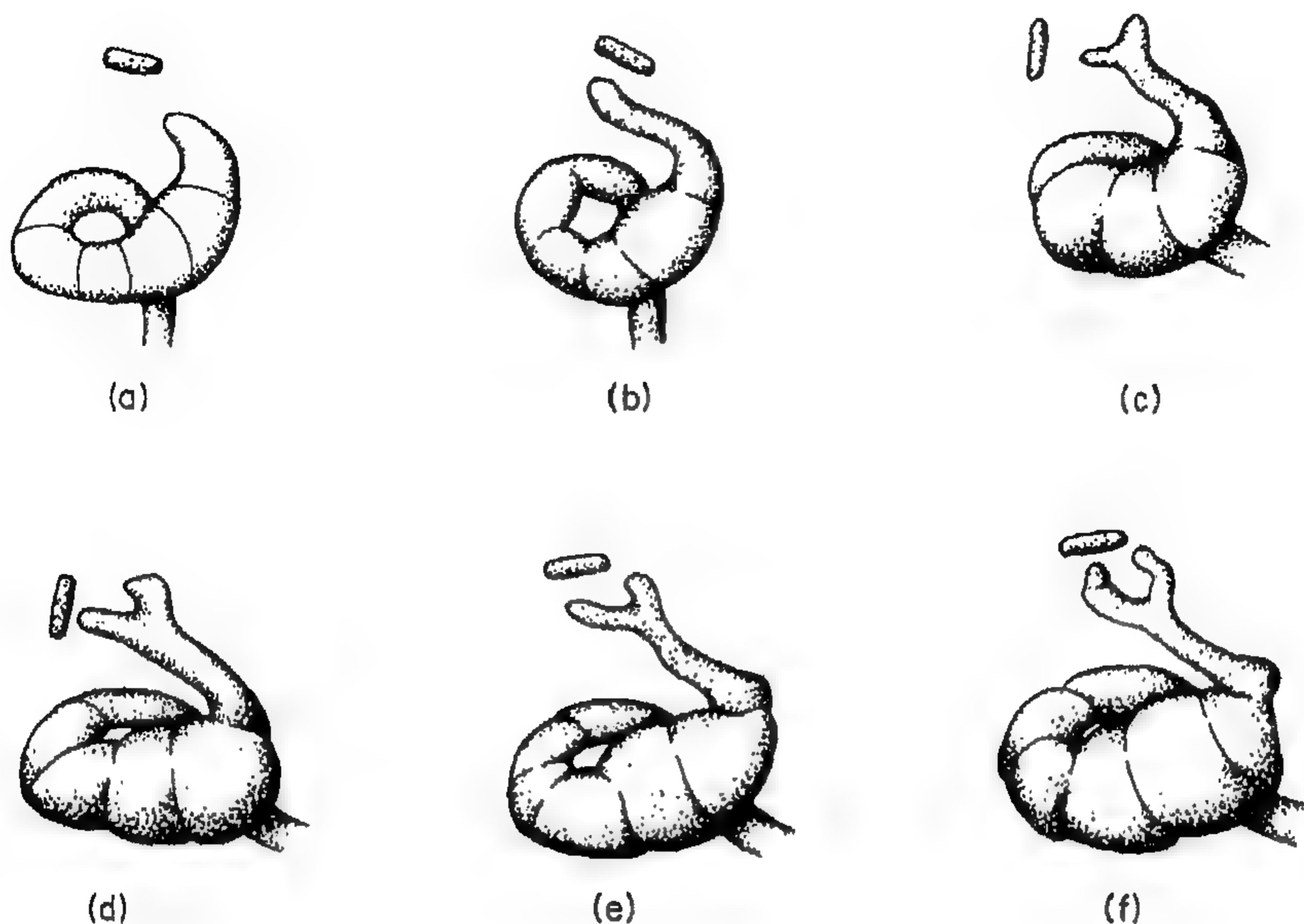
١ - تقدم منشئ الحافظة المشيجية الأسكية بواسطة الهرمون أو الهرمونات المذكورة التي تنتجها الأويدة .

٢ - النمو الموجه للشعيرة الأنثوية كاستجابة للهرمون أو الهرمونات المذكورة التي تنتجها الأويدة .

٣ - تجاذب وتكاثر هيفات الغمد كاستجابة للهرمون أو الهرمونات المؤنثة التي تنتجها الحافظة المشيجية الأسكية . ومن المحتمل أيضا أن نضج الحوافظ المشيجية الأسكية وكذلك الاندماج البلازمي يتم التحكم فيهما بالهرمونات (Bistis, 1956) .

التحكم الهرموني في فطريات أخرى : Hormonal Control in Other Fungi

لقد لوحظ التحكم الهرموني في أطوار خاصة في فطريات أخرى . إن الفطريات التي نوقشت في هذا الفصل بصفة خاصة تشير إلى استثناءات جيدة للتحكم الهرموني في مراحل نمو مختلفة . والحصول على حالات تحكم هرموني تكون المادة فطر متباين الميسليوم حيث يسمح للباحث بفصل مصدر الهرمون من العضو المتأثر به . وعلى أى حال ؛ فإن التحكم الهرموني قد لوحظ في فطر *Achlya* المتماثل الميسليوم (Raper, 1950) . ومن المحتمل أن صورا عديدة من النمو - والتي لم توضح بعد - هي أيضا تحت تحكم هرموني ، ولكن الإثبات يكون صعبا إذا كانت الأعضاء والأنسجة متكاملة بشدة في نفس الثالوس .



شكل (٥١) : الجذب الهرموني للأويدة من الشعيرة الأنثوية للفطر *Ascobolus stercorarius* :
 (a) عند الساعة ٦ صباحاً ، وضعت الأويدة بالقرب من الوعاء الأسكى ؛ (b) عند الساعة ١٢ : ٦ صباحاً ، طرف الحافظة الأسكية الآن يظهر استجابة تجاه الأويدة ؛ (c) ٢٥ : ٦ صباحاً ، يوجد الآن نمو نتوء جانبي ، تحت طرفي كاستجابة لتغيير مكان الأويدة ، والذي تم عند الساعة ١٦ : ٦ صباحاً ؛ (d) ٢٧ : ٦ صباحاً ، لقد حركت الأويدة إلى وضع جديد ؛ (f) ٤٨ : ٦ صباحاً ، كلا القمتين وقد استجابتا الآن لموضع الأويدة الجديد .

العوامل الغذائية والفيزيائية المؤثرة على التكاثر:

Nutritional and Physical Factors Affecting Reproduction

إن بقاء أى نوع فطرى يجب أن يعتمد على وجود رفيق متوافق يتزاوج معه ، كما يعتمد بنفس القدر على مقدرة الفطر على إنتاج كميات كبيرة من الجراثيم الحية تحت الظروف الجوية والغذائية السائدة .

ويحتاج الفطر إلى فترة من النمو الخضري قبل تكوين التراكيب التكاثرية

والجراثيم (شكل ٥٢) . فالمواد المنتجة في الميسليوم تستخدم في تكوين التراكيب التكاثرية ، وهى حتى تنقص نقصا ملحوظا في الوزن الجاف للميسليوم عندما يأخذ التجرثم محله (Madelin, 1965 b) . ومن الواضح أن أى عامل يؤثر على النمو الخضري سوف يؤثر بصورة غير مباشرة على التكاثر .

وتؤثر تلك العوامل التى تؤثر على النمو (نوقشت في الفصل الأول) أيضا على التكاثر . والاحتياجات البيئية والغذائية للتجرثم (إنتاج الجراثيم والتراكيب المساعدة مثل الثمار الأسكية والثمار البازيدية) هى دائما ذات نطاق أضيق من تلك التى تلائم النمو الخضري . إذ يحدث النمو الخضري عبر نطاق أوسع من الظروف عنها فى التكاثر . وتتشابه الظروف التى تسمح بتكوين التراكيب البسيطة الحاملة للجراثيم (غير جنسية عادة) مع تلك الظروف التى تسمح بالنمو الخضري ، ولكنها تختلف عن تلك الملائمة لتكوين الثمار الجرثومية المعقدة (جنسية عادة) . إذ يجب توفر احتياجات خاصة للتجرثم والتى لا يتطلبها الميسليوم الخضري . ويعتبر الضوء أحد الأمثلة على ذلك .

ولا يوجد وضع نموذجي فردي للظروف التى تلائم التكاثر ، حيث بالفعل يستجيب كل نوع بقياسات مختلفة للظروف البيئية والغذائية . وغالبية المؤثرات الخارجية على التكاثر تكون كمية ، فهى إما تقلل أو تزيد عدد الجراثيم والتراكيب التكاثرية الأخرى المنتجة . والقليل نسبيا من الظروف البيئية أو الغذائية تؤثر تأثيرا نوعيا على التكاثر ، سواء كلية أو تكون سالبة التأثير أو تؤثر على الشكل الظاهري .



شكل (٥٢) : الثمار البازيدية للفطر *Collybia velutipes* تخرج من ميسليوم خضري في مزرعة .

التغذية : Nutrition

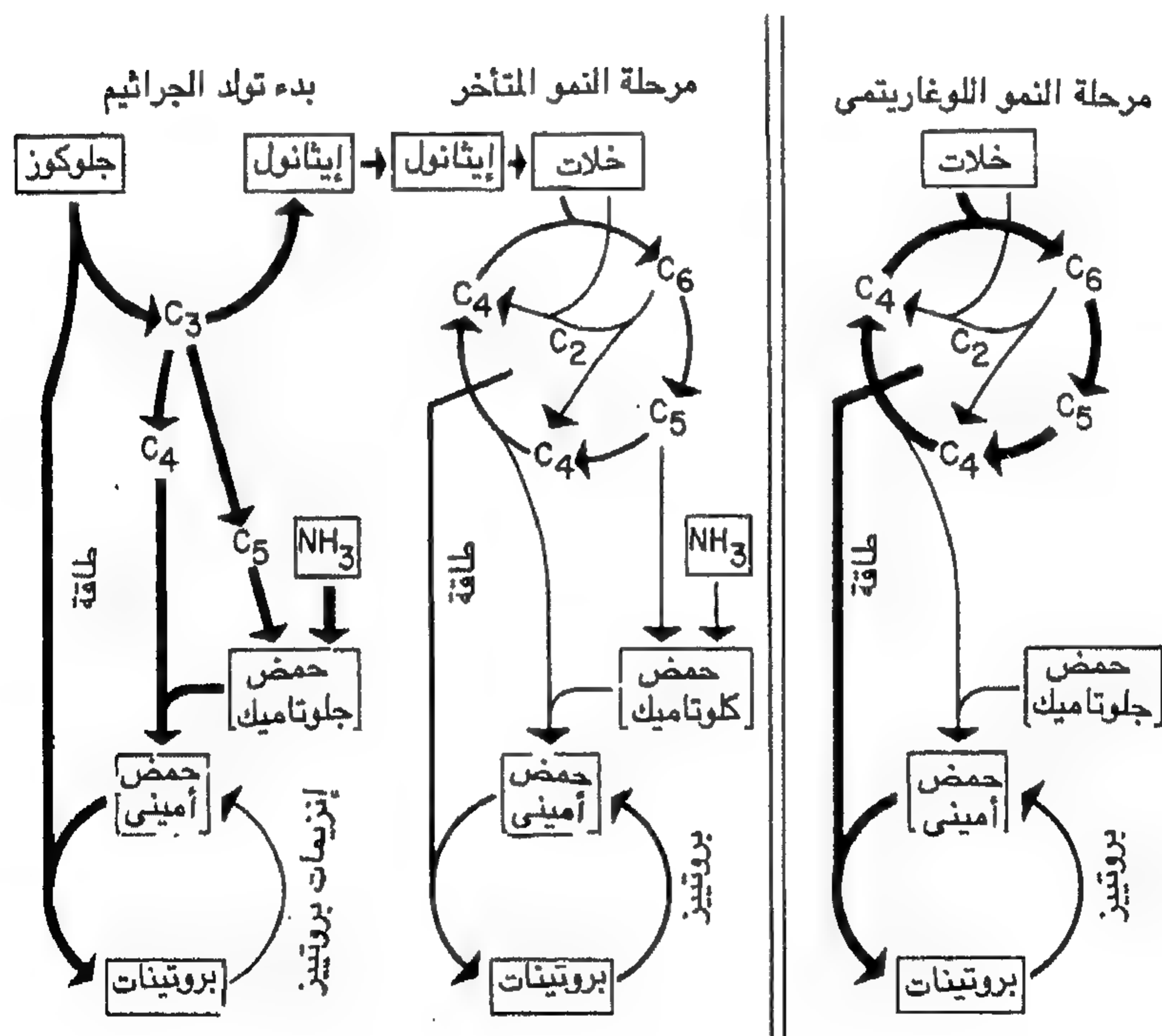
تركيز البيئة (الوسط) : Concentration of Medium

إن الأوساط عالية التركيز في المواد الغذائية لا تكون مناسبة للتكاثر عادة .
فقد زرع Klebs (1899) الفطر *Saprolegnia mixta* في صورته الخضرية لمدة

الخميرة *Saccharomyces cerevisiae* ، حيث يمكن أن يستحدث الانقسام الاختزالى والتجراثيم بنقلها من وسط غنى بالمواد الغذائية إلى وسط فقير فى المواد الغذائية (Croes, 1967 a, 1967 b) . وأثناء النمو الخضرى ، يستهلك الفطر *S. cerevisiae* الجلوكوز الموجود فى الوسط فى مسارات التخمر ، وينتج عن ذلك نقص الجلوكوز وزيادة كحول الايثانول فى الوسط (شكل ٥٣) . ويحدث الانقسام الميوزى (الجسدى) فى وجود الجلوكوز . وقرب نهاية الطور اللوغاريتمى للنمو ، يحدث تغير فى مسار التنفس لدرجة أن إخلات والايثانول يتم أيضا فى مسار هوائى (يمر حمض جليوكساليك بدوره CA) . واستهلاك الخلات أو الايثانول ضرورى لتولد الجراثيم ويبدو أنه يستحث الانقسام الميوزى ، حيث أن إضافة كمية بسيطة من الجلوكوز عند هذه النقطة يؤدى إلى العودة لكل من التخمر والنمو الخضرى . وفى الحال وبعد استحداث الانقسام الاختزالى ، يبدأ إرتفاع حاد فى التنفس الهوائى يتبعه انخفاض ثابت فى التنفس ، وهذا يوضح بدء فترة الأيض عالى النشاط التى يتبعها انخفاض فى النشاط الأيضى . ويؤدى أيض الخلات إلى إمكانية تجمع الجليكوجين والدهون ، والتى تزيد من الوزن الجاف . ويوجد انخفاض ثابت فى مستويات RNA ، والذى يعكس انخفاض النشاط الأيضى فى المراحل المتأخرة لتولد الجراثيم . ولا يتغير مستوى البروتين كثيرا أثناء التجراثم ، مما يشير إلى أن الفطر يستهلك المخزون منه والذى تجمع أثناء النمو . وما يمكن ملاحظته فى الحالة المذكورة ، أن التغيرات الأيضية المتضمنة فى تكاثر الفطر *S. cerevisiae* تتعلق مباشرة بالمجاعة للجلوكوز (Croes, 1967 a, 1967 b) .

ولا يؤدى نقص الغذاء إلى التجراثم فى كل الحالات ، وتحتاج كثير من

الفطريات إلى كميات كبيرة من الغذاء لانتاج ثمارها الجرثومية . ووجدت Madelin (1956 a) أن الحجم والوزن الجاف للثمار البازيدية المنتجة بالفطر *Coprinus lagopus* يتناسبان طرديا مع كمية البيئة الغذائية المتاحة . وقد نتجت ثمارا بازيدية غير ناضجة عند التركيزات المنخفضة من المواد الغذائية فقط . ويصاحب تكوين الثمار البازيدية نقصا في الوزن الجاف للميسليوم الخضرى (Madelin, 1956 b) ، ويقودنا هذا إلى الافتراض القائل بأن المواد تؤخذ من الميسليوم لتدعيم تكوين الثمرة البازيدية .

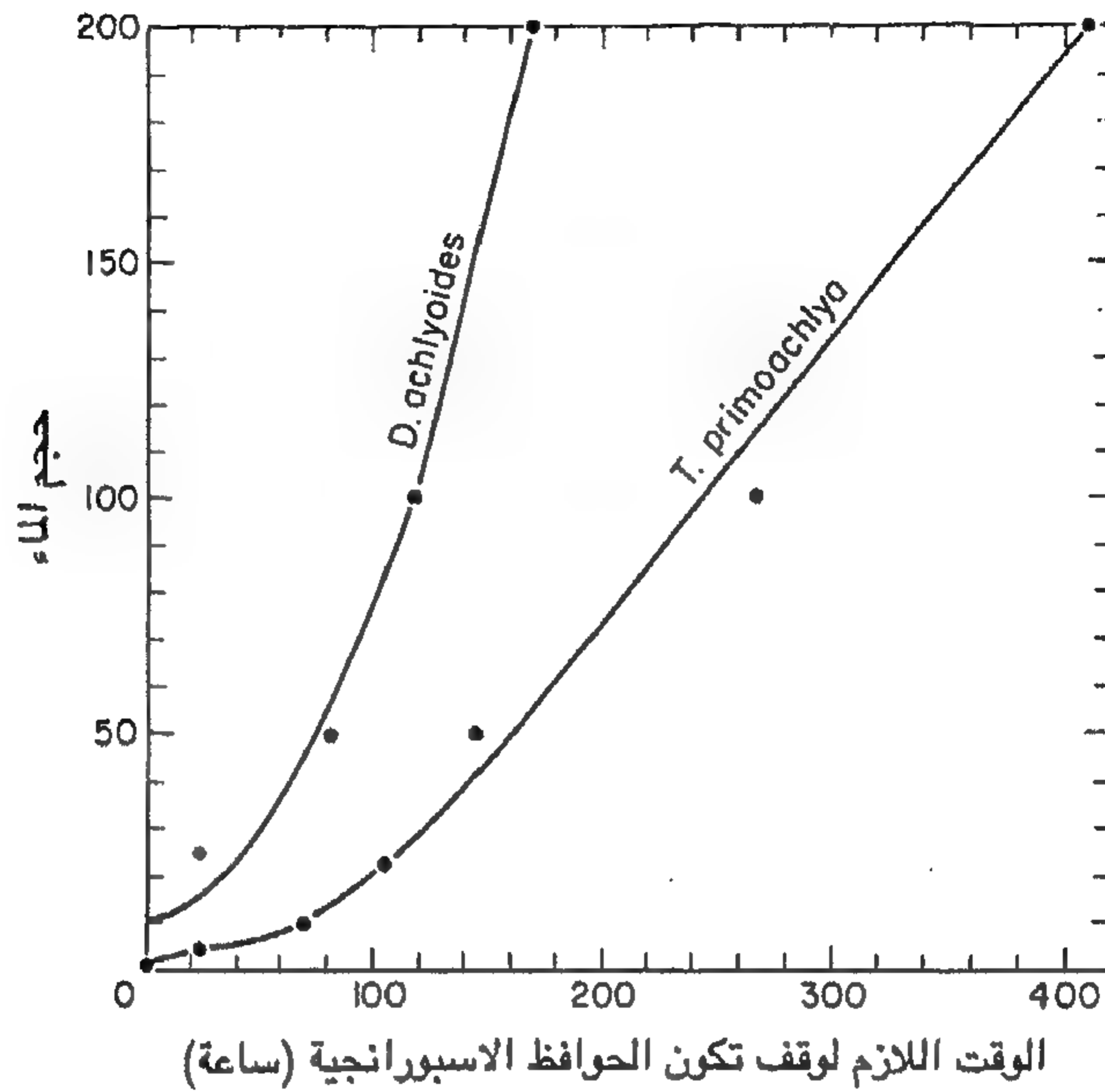


شكل (٥٣) : مقارنة بين المسارات المتضمنة لأيض الكربوهيدرات والبروتين أثناء فترة النمو النشط (يسار) ، مرحلة النمو المتأخر (وسط) ، والفترة المبكرة لتوليد الجراثيم (يمين) في الفطر *Saccharomyces cerevisiae* . يدل مدى سمك الخطوط على المعدل النسبي لتفاعل كل عملية .

كما يمكن أن يعزى تثبيط التكاثر عند تركيزات الغذاء العالية أيضا إلى افراز نواتج الأيض فى الوسط بواسطة الفطر والتي تسبب تلف البيئة بتجمع هذه المواد أو بتغيير درجة حموضتها (pH) ويفترض أن هذا التلف يثبط التكاثر دون التأثير على النمو الخضرى . ومعظم الصعوبات التى تُقابلنا فى استحداث تكوين الثمار الجرثومية فى الفطريات الأسكية والبازيدية يحتمل أن ترجع إلى نقص الامداد الغذائى الكافى دون التأثيرات الضارة التى تلى النمو الخضرى (Hawker, 1957) . وإذا كان تلف الوسط هو الذى يحد التكاثر ، فإن الأوساط الضعيفة ستلائم التكاثر أكثر لأن النمو الخضرى سيختزل ، والذى بذلك يختزل كمية المواد الأيضية الضارة المتحررة فى الوسط (شكل ٥٤) . وبهذه الطريقة ، فإن نقل الميسليوم إلى بيئة أحدث وأضعف تاركين بذلك نواتج الأيض السامة فى البيئة القديمة ، وبافتراض أن الميسليوم سينتج موادا سامة أقل فى البيئة الضعيفة ، فإننا بذلك نشجع التجرثم . وقد لاحظ Brown (1925) أن التجرثم الأقصى لجنس *Fusarium* قد حدث عند التركيز الذى يميز نقطة الفصل بين طرازى النمو فى الوسط التالف وغير التالف . وقد أعطى كل من Asthana and Hawker (1936) ، Barksdale (1962) حالات تدعم ظاهرة التثبيط الأيضى بإضافة بيئة حديثة إلى المزارع التى انخفض فيها معدل التجرثم . وبذلك فإن النواتج الضارة قد خففت دون اختزال المواد الغذائية المصاحبة ، كما تكونت التراكيب التكاثرية ثانية .

التغذية الكربونية : Carbon Nutrition

تختلف الفطريات فى قابليتها لمصادر الكربون المختلفة الملائمة للتكاثر . كما أن مصدر الكربون الأفضل لتكوين التراكيب التكاثرية ليس دائما هو الذى ينتج



شكل (٥٤) : العلاقة بين حجم الماء فى الوسط ، والوقت الذى يتوقف عنده تكوين الحواظ الاسبورانجية لكل من الفطرين *Thraustotheca primoachlya* ، *Dictyuchus achlyoides* .

أقصى نمو خضرى . ووجد Hawker (1939) أن الفطر الأسكى القارورى *Melanospora destruens* ينمو بغزارة على الجلوكوز ولكن السكروز كان أكثر ملائمة لتجراثمة . والسكريات الثنائية وعديدات التسكر تكون أحيانا أكثر ملائمة للتكاثر عن السكريات البسيطة ، رغم أن الأخيرة أكثر ملائمة للنمو الخضرى . والسليولوز ، الذى يتميز بعدم قابلية معظم الفطريات له ، يمكن أن يؤدي إلى التجرثم الظاهر فى بعض الحالات .

وقد يؤثر مصدر الكربون على الشكل الظاهرى للتراكيب التكاثرية . فعلى سبيل المثال ، حواظ الجراثيم الهدبية للفطر الكيتريدى *Chytrium*

hyalinus كانت أكبر عندما نمت على سيليببوز عنها على الفراكتوز (كما دعم النشا أفضل نمو خضري) (Hasijs and Miller, 1971).

ويرجع التأثير المبدئى لمختلف مصادر الكربون إلى تركيزها . فالفطر يستهلك الجزيئات المعقدة بمعدل أبطأ من السكريات السداسية البسيطة ؛ ولهذا السبب تكون كمية الكربوهيدرات المتاحة قليلة ومكافئة التأثير لتركيزات الكربوهيدرات الأبسط . ولا يمكن تعميم هذا التوضيح تطبيقيا لأن الجلوكوز ، سكر سداسى يستهلك بسرعة ويلائم بعض الفطريات سواء للنمو الخضري أو إنتاج التراكيب التكاثري .

وقد يؤثر تركيز الكربون على سلوك أو الشكل الظاهري للتراكيب التكاثري . فإتحاد الهيفات لتكوين المزدوج النوى فى الفطر *Schizophyllum commune* يحدث بتردد أعلى بكثير عند غياب السكر عنه عند وجوده ولو بتركيزات قليلة جدا (Horne, 1950 أو أعلى) (Ahmad and Miles, 1970) . وتسبب زيادة الكربوهيدرات إلى نقص فى حجم الأوعية البكنيدية لبعض الفطريات الديتيرية كما تؤدي أيضا إلى زيادة طول وانحناء الجرثومة (Nitimargi, 1937) . وفى أنواع من جنس *Fusarium* ، تؤدي زيادة الكربوهيدرات إلى تغيرات رديئة (زيادة التجزئة ونقص الفجوات العصارية) كما تسبب نقص عدد الحواجز العرضية المتكونة (Horne and Mitter, 1927).

التغذية النيتروجينية : Nitrogen Nutrition

تختلف الفطريات فى قابليتها لاستهلاك مصادر النيتروجين المختلفة لتكاثرها ، كما أن المصدر النيتروجينى الذى يعطى نموا خضرىا جيدا يحتتمل الا يناسب

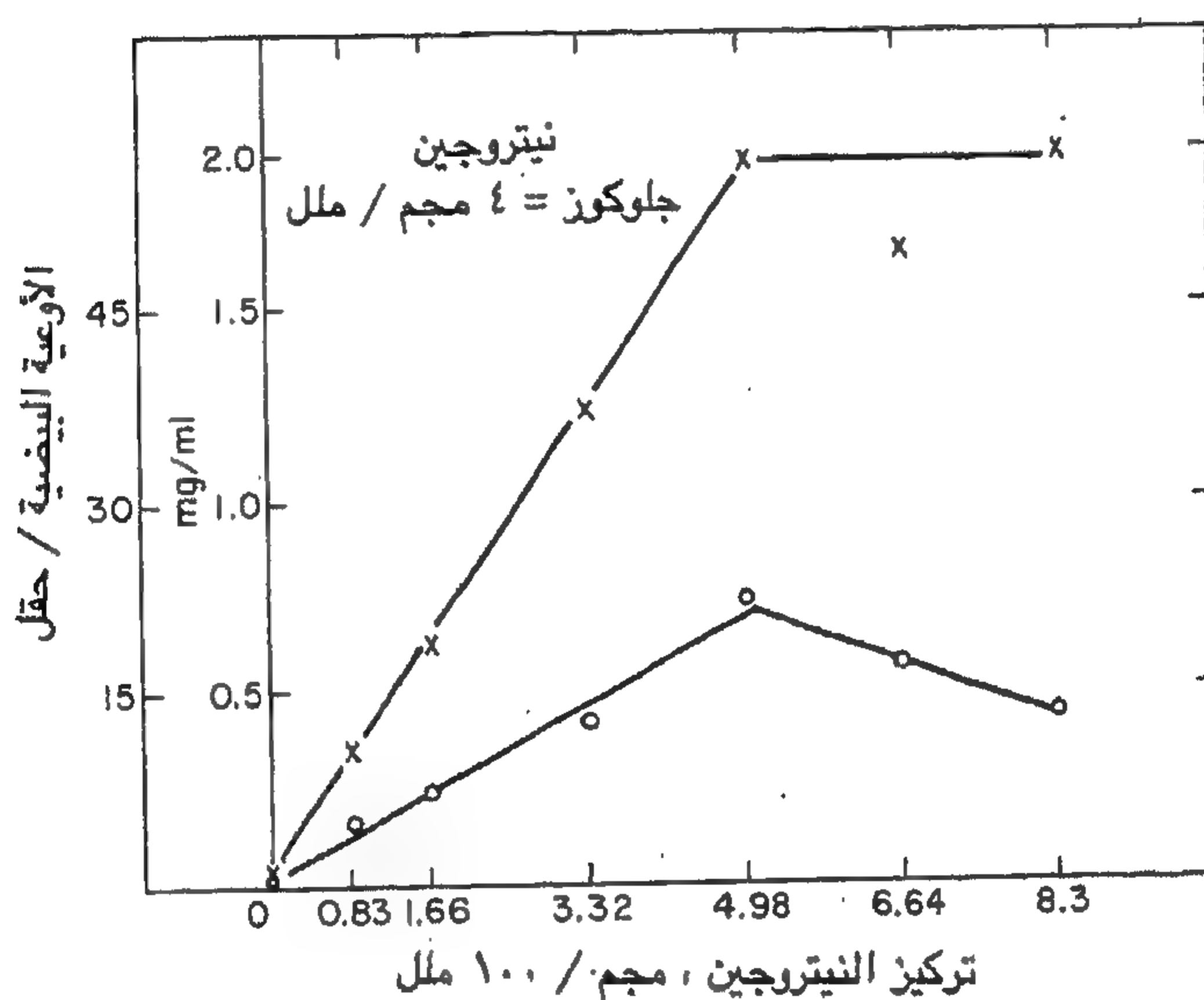
التكاثر . فالأسبارجين مثلاً هو مصدر نيتروجيني جيد للنمو الخضري ، ولكنه يوقف التكاثر بصورة عامة . وربما يرجع التأثير التثبيطي للأسبارجين إلى تجمع الأمونيا أثناء مرحلة النمو الخضري ، والتي تجعل الوسط قلويًا وتثبط بالتالي التكاثر (Cochrane, 1958; Hawker, 1957) ، أو بدلاً من ذلك قد تكون الأمونيا الموجودة في الوسط في صورة غاز وسامة . وفي دراساتهم على أنواع *Phytophthora* ، وجد Leal et al. (1970) أن تجمع الأمونيا كغاز يعتبر ساماً ويثبط تكوين الحوافظ البيضوية ولكن زيادة درجة الحموضة وتجمع أيونات الأمونيا في الوسط لم يؤثرًا على التكاثر .

وأقل كمية نيتروجين تؤدي إلى التجزئ تكون بصفة عامة أعلى من تلك التي تلائم نمواً خضرياً مبعثراً لأن يأخذ محله (شكل ٥٥) ، ولكن عند تركيزات النيتروجين الأعلى يصبح النمو غزيراً ويثبط التجزئ . وقد يرجع تثبيط التجزئ عند تركيزات النيتروجين الأعلى إلى استهلاك مواداً غذائية ضرورية أخرى بواسطة الفطر أو إلى تجمع نواتج الأيض السامة (Hawker, 1957) .

ويمكن أن يتغير الشكل الظاهري للتراكيب التكاثرية بتباين تركيز النيتروجين . فيختزل تركيز النيتروجين العالي عدد الحواجز العرضية في كونيديات جنس *Fusarium* (Brown and Horne, 1926) . والأوعية البكنيدية للفطر *Phyllosticta antirrhini* تكون ضعف الحجم عند تنميتها على بيئة تحتوي على ملح أمونيومي عنها لو نمت على بيئة تحتوي على الألانين (Maiello and Cappellini, 1976) .

كما يؤثر مصدر النيتروجين أيضاً على بعض خصائص التكاثر . فتكوين الطور ثنائي المجموعة الصبغية اللازم للدورة التزاوجية الجانبية ، يلائمه كثيراً

إضافة النيتروجين فى صورة نترات وليس فى صورة أسبارجين أو أمونيوم فى الفطر *Verticillium albo-atrum* (Ingle and Hastie, 1974). وتلائم بعض مصادر النيتروجين عن غيرها خروج الجراثيم الأسكية للفطر *Leptosphaerulina briosiana* (Pandey and Wilcoxon, 1967).



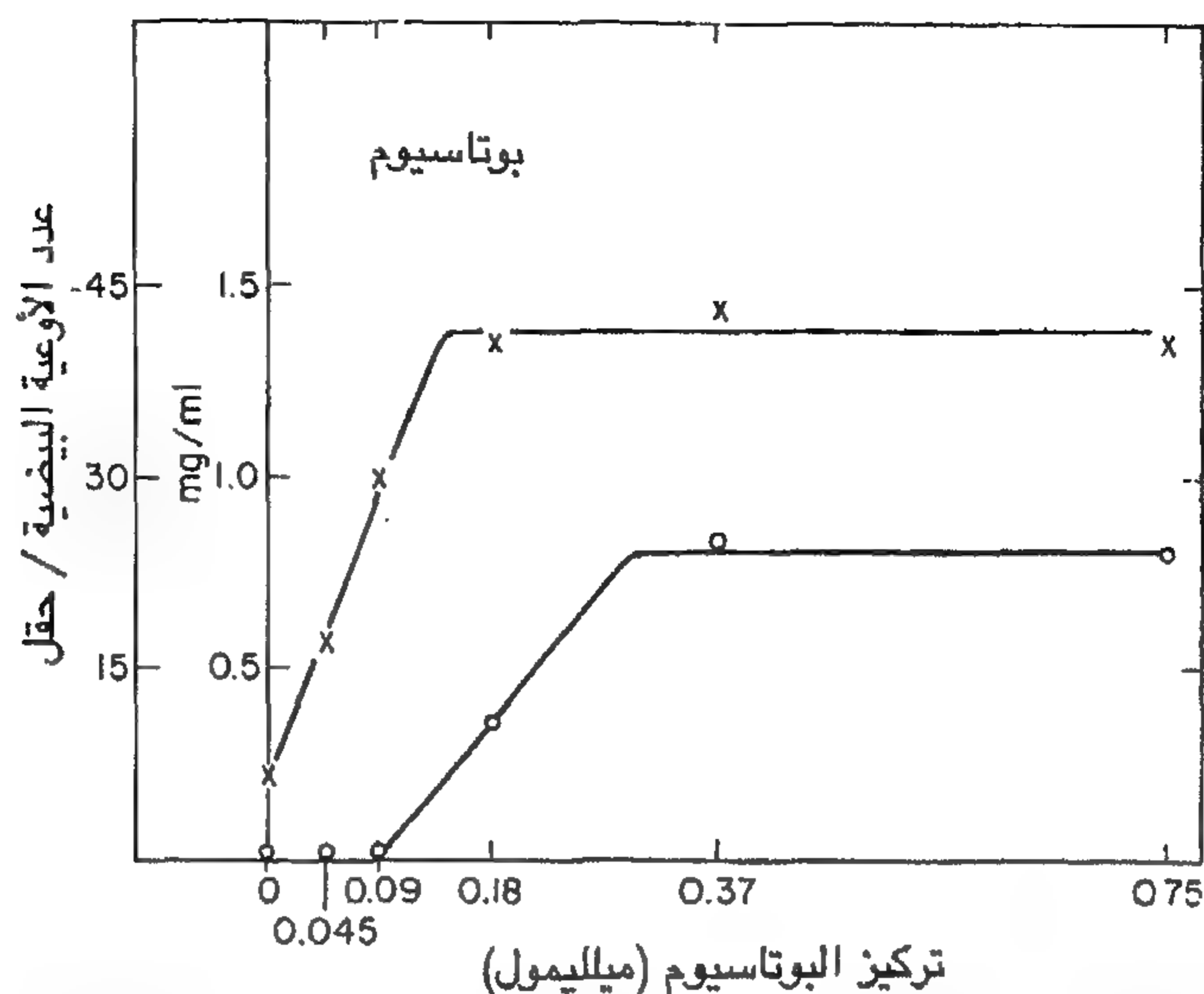
شكل (٥٥) : تأثير تركيز النيتروجين على النمو الخضري (X) والتكاثر (O).

المعادن والفيتامينات : Minerals and vitamins

نوقشت العناصر المعدنية الضرورية والفيتامينات فى الفصل الأول . ويحتاج تكوين التراكيب التكاثرية تركيزات أعلى من المعادن أو الفيتامينات عن تلك اللازمة للنمو الخضري . وعند الحد الأدنى من تركيز المعدن اللازم للنمو

الخضري ، لا يحدث تجرثم (شكل ٥٦) . وعلى سبيل المثال ، رغم أن فطر عش الطائر *Cyathus stercoreus* سينمو خضريا على بيئة لا تحتوى على أيونات الكالسيوم ، فلن يأخذ تكوين الجسم الثمرى البازيدي محله فى غياب هذه الأيونات (Lu, 1973) . وينفس الطريقة قد يواجه فطر ما نقصا جزئيا للثيامين ، وهذا النقص الجزئى قد يظهر كعدم مقدرة الفطر على التجرثم رغم أن نموه الخضري يكون جيدا . فمثلا سينمو الفطر *Sordaria fimicola* خضريا على بيئة خالية من البيوتين ولكنه لن يكون ثمارا أسكية قارورية إلا إذا أضيف البيوتين (Barnett and Lilly, 1947 a) . وعموما فإن الفيتامينات التى تناسب النمو الميسليومى تلائم أيضا التكاثر اللاجنسى ، ولكن التركيزات المطلوبة للتكاثر الجنسى تكون مختلفة تماما (Hawker, 1957) .

والحد الأمثل للثيامين الناقص يمكن أن يقاس بتركيز العناصر الغذائية المتاحة الأخرى أو بنوع الكربوهيدرات . حيث تزداد كمية الثيامين المطلوبة لنمو الثمرة الأسكية القارورية للفطر *Ceratostomella fimbriata* كلما زادت كمية الكربوهيدرات المتاحة (Barnett and Lilly, 1947 b) . وينفس الطريقة ، ترفع الكمية المتاحة من الثيامين المستوى الأمثل للكربوهيدرات اللازم للتجرثم فى بعض الفطريات ، ويعزى ذلك إلى أن الثيامين يسرع من استهلاك الجلوكوز ويبلغ إلى حافة المجاعة (Hawker, 1950) . وتحتاج أنواع من *Pythium* أو *Phytophthora* وغيرها إلى الستيرولات للتكاثر اللاجنسى والجنسى ولكن ليس للنمو الخضري (Hendrix, 1970) .

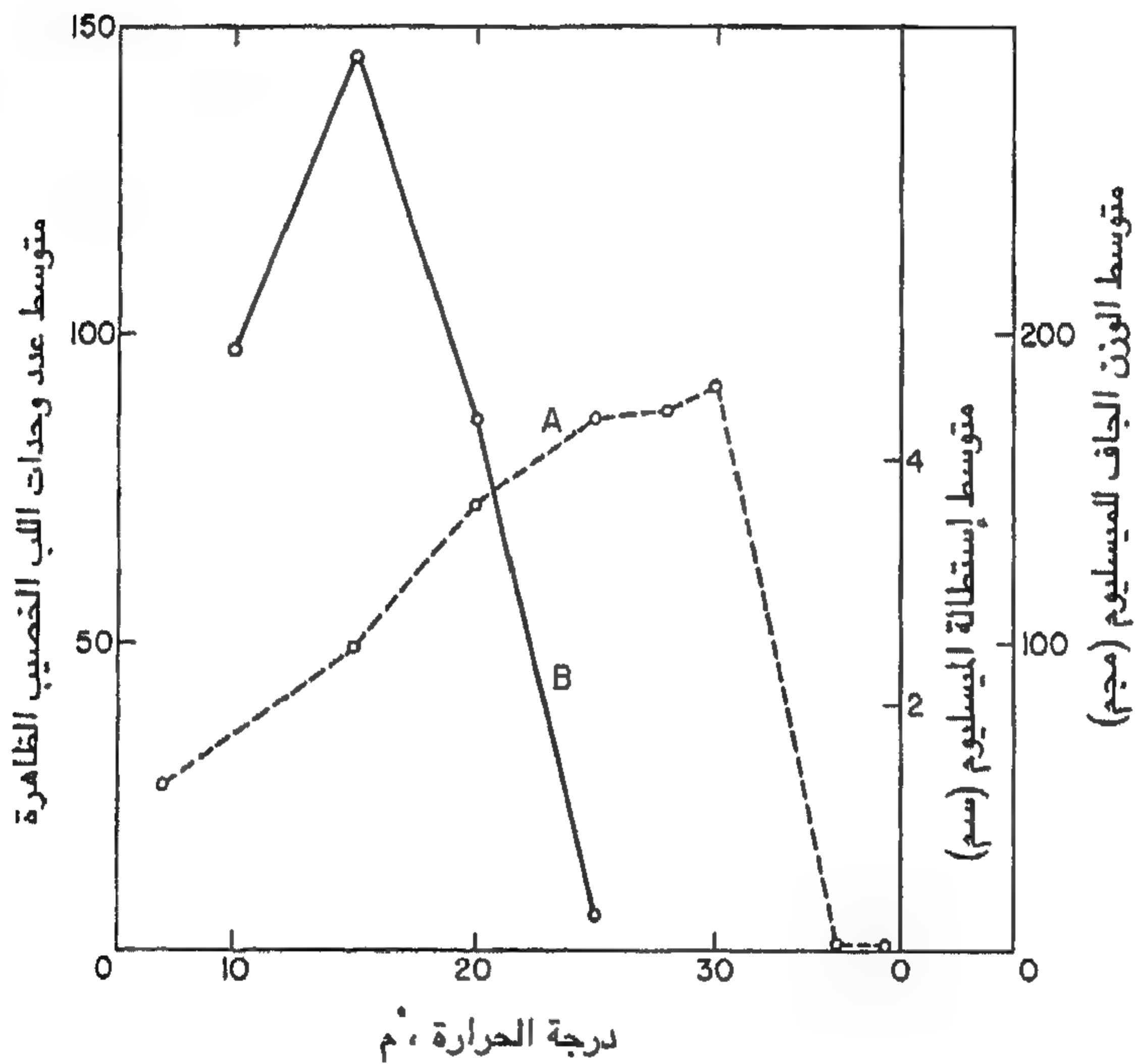


شكل (٥٦) : تأثير تركيز البوتاسيوم على النمو الخضرى (X) وتكوين الحوافز البيضية (O) فى الفطر *Achlya ambisexualis*. لاحظ أن التركيز الأمثل من البوتاسيوم اللازم للنمو الخضرى يكفى التجزئ الضئيل بصعوبة .

العوامل الفيزيائية : Physical Factors

ناقشنا العوامل الفيزيائية التى تؤثر على النمو فى الفصل الأول . وتشمل هذه العوامل الحرارة ، الحموضة ، الضوء ، الرطوبة ، ثانى أكسيد الكربون ، والأكسجين . وبصورة عامة ، تكون الاحتياجات الفيزيائية للتكاثر أكثر تحديداً عن تلك اللازمة للنمو الخضرى . فعلى سبيل المثال ، يوجد عادة نطاق واسع من درجات الحرارة يسمح للنمو بأن يحدث . ولكن هذا النطاق يتضمن نطاقاً أقل يسمح بالنمو الخضرى وأقل جداً للتكاثر ، ولكنه لا يزال يسمح بالنمو الخضرى (شكل ٥٧) . وقد تتشابه الدرجة المثلى لكل من النمو الخضرى والتكاثر أو تختلف . وإذا لم تتشابه الدرجتان فإن الدرجة المثلى للتكاثر قد تكون إما أعلى أو

أقل من درجة النمو الخضرى . وعلى عكس نمو الميسليوم الخضرى ؛ فإن تكاثر بعض الفطريات يمكن استمالته بالتجفيف . فمثلا ، الثمار البازيدية للفطر *Gloeophyllum saepiarium* ستتكون فى المزرعة إذا عرض الميسليوم الخضرى لفترات من الجفاف فقط (States, 1975) .



شكل (٥٧) : مقارنة النمو الخضرى وإنتاج الثمار البازيدية لعزلة من *Sphaerobolus* وتأثيرها بدرجة الحرارة . مفتاح : A ، نمو خضرى ؛ B ، كتل اللب الخصب التى ظهرت بعد ٢٨ يوما .

والتهوية عادة هى أحد العوامل الهامة جدا للتكاثر . فالفطريات عموما لا تتجرثم فى الأوساط رديئة التهوية أو فى مزرعة فى إناء مغلق بإحكام ، ومن الجهة الأخرى ، فإن التجرثم يلائمه تعريض المزرعة لتيار هواء . ومن العوامل الهامة أيضا نقص الأكسجين ، زيادة ثانى أكسيد الكربون الناتج من التنفس ، تغير الرطوبة النسبية ، ويحتمل تجمع نواتج الأيض العطرية .

الضوء : Light

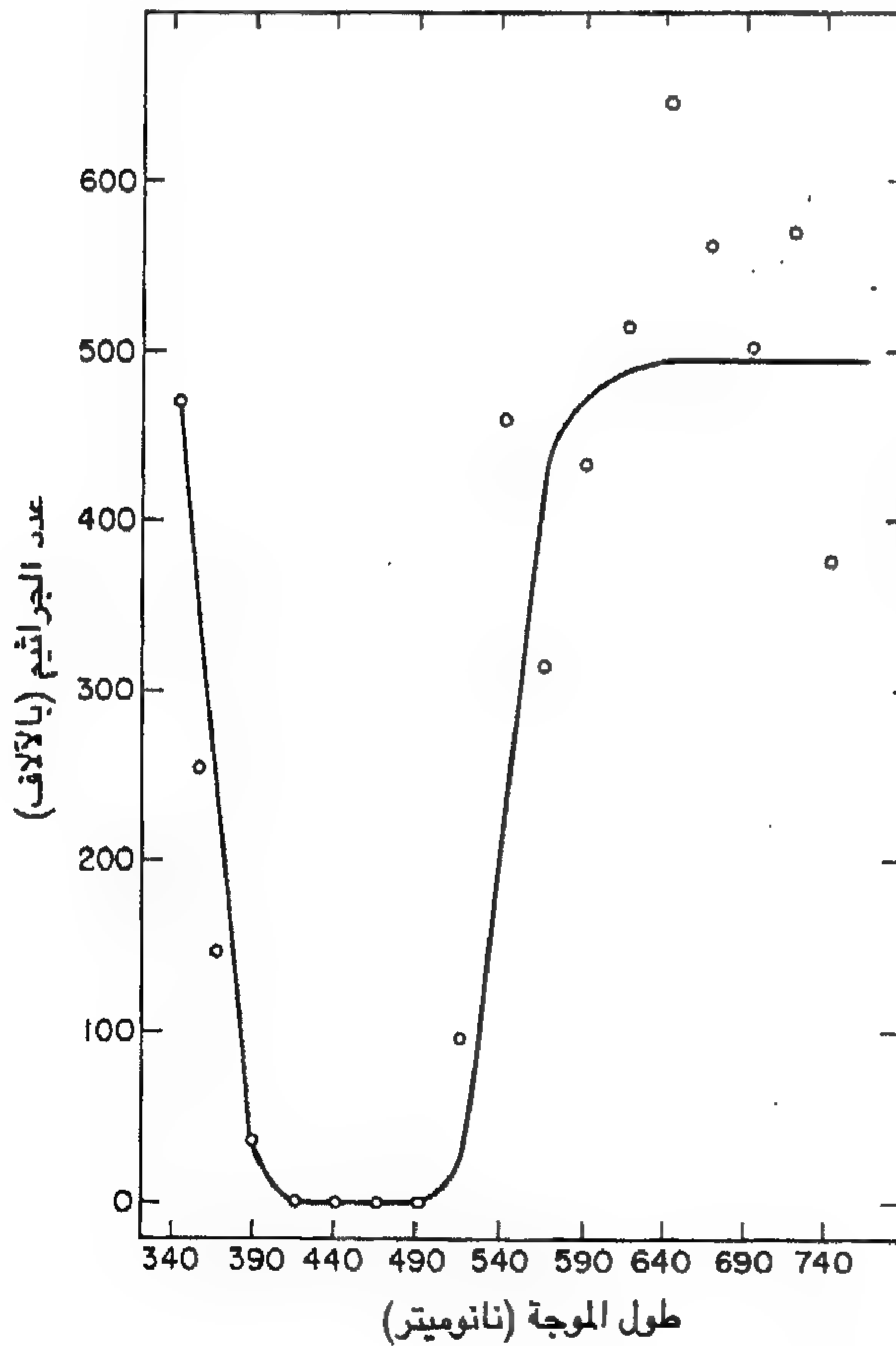
إن تأثير الضوء على التكاثر فى الفطريات أمر معقد جدا . فالأنواع شديدة القراة أو حتى العزلات المختلفة من نفس النوع يمكن أن تختلف فى استجابتها للضوء . كما أن مختلف مراحل النمو أو أنواع الجراثيم لنفس العزلة يمكن أن يكون لها متطلبات ضوئية متباينة . إن شدة الضوء ، وفترته ، وكذلك نوعه كل ذلك له دوره فى التأثير العام للضوء على فطر ما .

وعموما ، فالضوء إما أن يكون له تأثير إيجابى أو تثبيطى على تكوين التراكيب التكاثرية والجراثيم فى الفطريات . ويمكن تقسيم الفطريات إلى خمس مجموعات على أساس استجابتها للضوء :

(١) تلك التى تبدو ظاهريا غير متأثرة بالضوء ؛ (٢) تلك التى يتناقص التجرثم أو يقف عند التعرض للضوء (شكل ٥٨) ؛ (٣) تلك التى تحتاج تبادل فترات إضاءة وإظلام لتتجرثم ؛ (٤) تلك التى يمكنها إنتاج جراثيما حية فى الظلام التام ولكنها تتجرثم بغزارة أكثر بتعرضها للضوء ؛ (٥) تلك التى تحتاج الضوء لى تنتج تراكيبا تكاثرية وجراثيما .

ميكانيزم الاستجابة الضوئية : Mechanism of Photoresponse

إن أطوال الموجات الضوئية سواء المشجعة أو المثبطة للتجراثيم تقع - أغلب الأحيان - فى نطاق الطيف البنفسجى ، الأزرق ، الأخضر المزرقي ، قرب فوق البنفسجى ، أو فوق البنفسجى . وأحيانا يمكن أن تظهر الموجات الصفراء ، الحمراء ، أو الحمراء الطويلة تأثيرات . وعرفت حالات قليلة يمكن أن يلغى فيها تأثير موجة ضوئية بموجة ضوئية أخرى . فعلى سبيل المثال ، يتم تثبيط تجراثيم الفطر *Botrytis cinerea* بتعريضه للضوء الأزرق ، ولكن هذا التثبيط يمكن أن يلغى ويستأنف التجراثيم إذا تبع التعريض للضوء الأزرق تعريضا للضوء الأحمر



شكل (٥٨) : فعل تشتت الضوء المثبط لتكوين الكونيديات بواسطة الفطر *Alternaria tomato*.

الطويل والفوق بنفسجى . والتأثير المشجع للضوء الأحمر الطويل يمكن أن يلغى بالتعريض المتتابع للضوء الأحمر أو الأزرق . والضوء الأخير الذى عرض له الفطر *B. cinerea* هو ذلك الضوء الذى يتحكم فى الاستجابة (Tan, 1975) .

ولكى يظهر التحكم على الفطر ، يجب أن يستقبل الضوء فى البداية مستقبل ضوئى - وهو مركب كيميائى داخل الفطر - وبالتالي تتغير المسارات الأيضية . والتأثيرات الكيميائية الحيوية للضوء على التحولات الغذائية معقدة وفى الحقيقة غير معروفة . ولكى تقوم المادة الكيميائية بوظيفة المستقبل الضوئى ، يجب أن تكون لها القابلية لامتصاص طول الموجة الضوئية المؤثرة . وماهية المادة أو المواد المستقبلية للضوء غير معروفة ، ولكن مركبات مختلفة تشمل البورفيرين ، التريدين ، الكاروتينات ، والفلاڤينات قد سجلت فى الفطريات الحساسة للضوء ؛ ويجب الأخذ فى الاعتبار أن أى منها يمكن أن تقوم بوظيفة مستقبل ضوئى . وكل من الكاروتينات والفلاڤينات هى صبغات صفراء ولها القدرة على امتصاص الضوء فى المدى الأزرق (وهو المدى الأكثر استهلاكاً من الضوء) . وأحد الفلاڤينات الذى يمكن أن يتميز بأنه مستقبل ضوئى هو الريبوفلافين ، حيث له المقدرة على امتصاص كل من الضوء المرئى والأشعة فوق البنفسجية . وتلائم فكرة التيار فى أغلب الأحيان المظهر القائل بأن الفلاڤينات تقوم بوظيفة المستقبلات الضوئية ويفترض أن الضوء يؤثر فى الاستجابة الضوئية بواسطة (١) تحطيم الريبوفلافين أو (٢) بعث نشاط فى نظام انتقال إلكترونى متضمناً مركب فلافوبروتين (Carlile, 1965) . وفى حالة الاستحثاث الضوئى ، فإنه يحدث نشاط أيسى مطابقاً للمسار (٢) المذكور بأعلى وبالتالى تحدث الاستمالة . واقترح Lukens (1963) أن الميكانيكية المسؤولة عن التثبيط الضوئى هى تحطم الفلافين اللازم

للتجـرثم . والإقـترح المضاد هو أن الضوء يستحث مسار انتقال اليكترونى فى الفـلاـقـوـبروتـين والذى يوقف النشاط فى المسارات الأيضة الأخرى (Carlile, 1965) .

والتغيرات الكيميائية الحيوية التى تحدث كنتيجة لتأثيرى الضوء التنشيطى أو التثبيطى غير معروفة جيدا بصفة عامة . وعلى أى حال ، لوحظ أن الضوء يغير مستوى بعض المحتويات الخلوية وهو لذلك يغير الأيض . فتعريض الفطر *Blastocladiella emersonii* لضوء أبيض يسبب كبر حجم الحوافظ الجرثومية جدا عن تلك المزروعة فى الظلام كما يؤدى إلى تأخير نضجها وانطلاق الجراثيم الهدبية (Cantino and Herenstein, 1959) . وترجع تأثيرات الضوء على الحوافظ الجرثومية للفطر *B. emersonii* إلى زيادة معدل تثبيت ثانى أكسيد الكربون ، إمتصاص الجلوكوز ، إنتاج الأنوية ، تخليق DNA ، تخليق البروتين ، وتخليق عديدات التسكر (Goldstein and Cantino, 1962) . ويحتمل أن يكون المستقبل الضوئى فى الفطر *B. emersonii* بورفيرين ذو رابطة بروتينية يشبه السيـتوكروم (Cantino, 1966) .

وقد تتغير استجابة الفطريات للـضوء بتغير عمرها أو بعض الظروف المزرعية مثل تركيب البيئـة أو درجة الحرارة .

الاستجابة للـضوء : Photoinduction

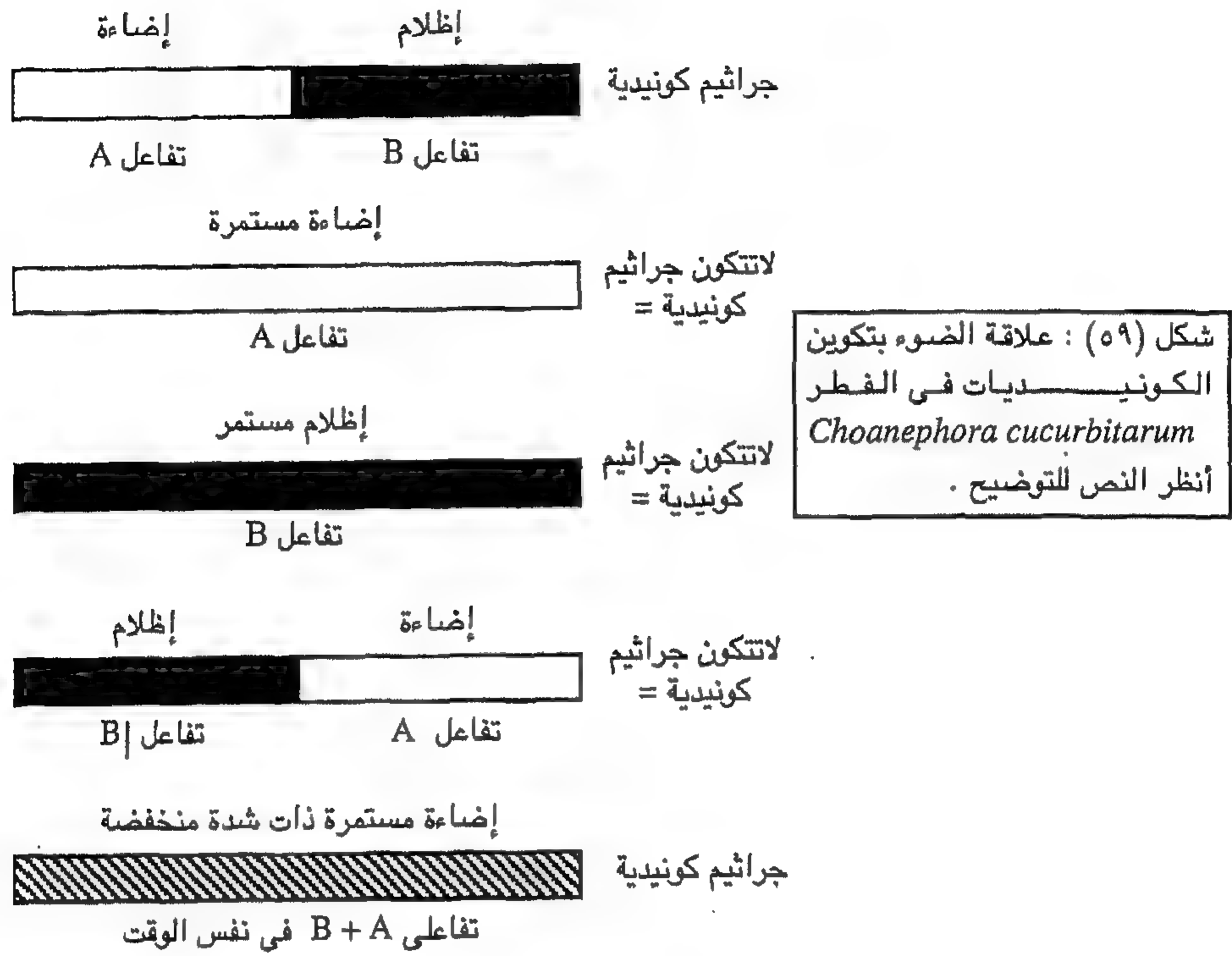
يعتبر الضوء لازما لتكاثر عديد من فطريات الطوائف المختلفة . ورغم أن التكاثـر قد يتطلب ضوءا ، فإن بعض مراحل النمو فقط هى التى تعتمد على الضوء ، أو بمعنى آخر ، أن التراكيب المختلفة داخل الثمرة الجرثومية تختلف .

استجابتها للضوء . فبادئات الفطر الأسكى القرصى *Sclerotinia sclerotiorum* ستتكون فى الظلام ، ولكن الضوء يكون ضروريا لنمو أقراص القلنسوة (Purdy, 1956) . وال ضوء مطلوب فقط لنمو القلنسوة فى الفطر البازيدى *Lentinus tuber-regium* (Golleymore, 1949) والتحكم الضوئى يكون أكثر تعقيدا فى نمو الجسم الثمرى القرصى فى الفطر الأسكى *Pyronema domesticum* (Moore-Landecker, 1979 a, 1979 b) . إذ توجد حاجة مطلقة للضوء لتكوين الحوافط المشيجية ، التى تتطلب حوالى ١٢ ساعة تعرض للضوء لاكتمال نموها . وبعد نمو الحوافط المشيجية يمكن أن تنمو الهيفات الأسكية والأكياس الأسكية فى الظلام ولكن نموها يتشجع أكثر بتعريض إضافى للضوء . وتنضج الجراثيم الأسكية بصورة أفضل إذا تم تبادل الضوء والظلام وقت نموها ، والتعرض للضوء المستمر يثبط نضج الجراثيم الأسكية . أما نمو الجهاز العقيم ، الذى يحدث على فترات ، فلا يعتمد على الضوء بعد بدء تكون الجسم الثمرى القرصى رغم أن النمو قد يختلف بتغير طول أو شدة الضوء المعرض له .

وجرعة الضوء المطلوبة لحدوث التكاثر تتباين جدا من نوع إلى آخر . فالتعريض لـ ١٠ شمعة / قدم لمدة ٥ ثوان تزيد تكوين الثمار البازيدية للفطر *Coprinus lagopus* (Madelin, 1956 b) . وبالمقارنة ؛ فإن تكوين الثمرة البازيدية فى الفطر *Cyathus stercoreus* يتطلب ٢٩ يوما من التعريض عند ٢٤٠ شمعة / قدم (Lu, 1965) . ويتناقص وقت التعرض للضوء المطلوب لبعض الفطريات كى تتجرثم بازدياد شدة الإضاءة ، مما يدل على أن الجرعة الضوئية المطلوبة عند طول موجى معين تظل ثابتة . فمثلا ، الفطر *C. stercoreus* يحتاج تقريبا إلى ١٧٢٠٠ شمعة / قدم / ساعة عند درجة حرارة ٢٥°م لبدء تكون

الجراثيم الكونيدية . وعلى أى حال ، فتعريض المزارع إما إلى الضوء لمدة يومين تتبع بالظلام أو إلى إضاءة مستمرة ذات شدة منخفضة (أقل من شمعة واحدة / قدم) فإنه يؤدي إلى التجرثم . وعندئذ اقترح Barnett and Lilly (1950) أن الضوء أو الظلام يؤثران على التتابعين الأيضيين A ، B . فلو افترضنا أن الضوء يحتاج إليه التتابع A ولكنه يثبط التتابع B ، وأن الناتج (أو البواتج) من A مطلوبة قبل أن يحدث التتابع B . فإن اكتمال كلا التتابعين يكون مطلوبا قبل تكون الجراثيم الكونيدية . ولهذا السبب فإن المزارع المحضنة تحت ظروف إضاءة مستمرة ستسمح فقط بالتفاعل A لأن يحدث . وتلك المزارع المحضنة إما فى إظلام دائم أو إظلام متبوع بضوء فلن تسمح بحدوث التفاعل A ؛ وبالتالي ، فلن يحدث التفاعل B . أما الضوء المستمر ذو الشدة الضئيلة فيسمح بحدوث كلا التفاعلين فى نفس الوقت . (أنظر شكل ٥٩) .

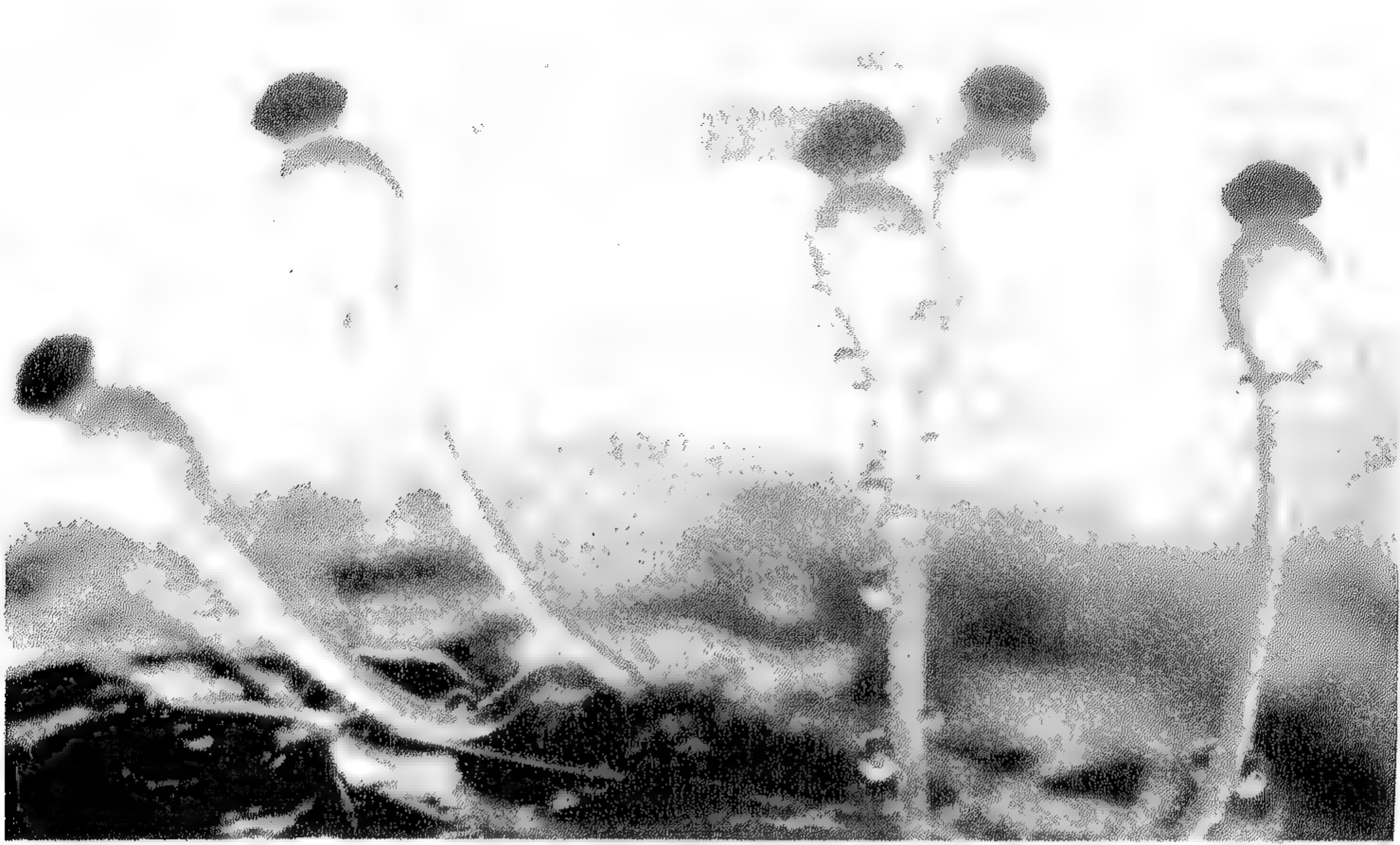
وتحدث العمليات الطبيعية فى بعض الفطريات متزنة على فترات كل ٢٤ ساعة تقريبا تحت الظروف الطبيعية . ويحدث هذا الاتزان فى كائنات عديدة أخرى غير الفطريات ويسمى الاتزان الدائرى ، أو الساعة الحيوية كل ٢٤ ساعة . ولجنس *Pilobolus* إتران دائرى . فدورة تكوين الحافظة الجرثومية فى *Pilobolus* تحدث فقط بتبادل الضوء والظلام ، وسينتج الفطر محصولا يوميا من الحوامل الاسبورانجية التى تنتظم تماما فى مراحل نموها (تحدث فى نفس الوقت يوميا) . ويحدث نضج الحوامل الاسبورانجية فى الصباح عادة (شكل ٦٠) ولكنها يمكن أن تحدث فى أى وقت من النهار أو الليل بتغير مناوية فترة الـ ١٢ ساعة إضاءة وإظلام . ورغم أن تبادل الاضاءة والاظلام ضرورى لتنظيم الساعة



الحيوية ، فإن الحوامل الاسبورانجية ستتكون في الظلام التام ، ولكن إنتاج كل من الحامل الاسبورانجي والحافطة الجرثومية سيحدث في الاضاءة المستمرة (McVickar, 1942) .

وتنتج فطريات عديدة حلقات مركزية من الجراثيم أو الثمار الجرثومية والميسليوم الخضرى عند تعريضها لتبادل الضوء والظلام . وكقاعدة يوجد طرازين من الاستجابة للضوء والظلام تتضمنهما حالات تكوين الحلقات :

١ - التراكيب التكاثرية تكون أكثر غزارة في الحلقات المعرضة للضوء ، في



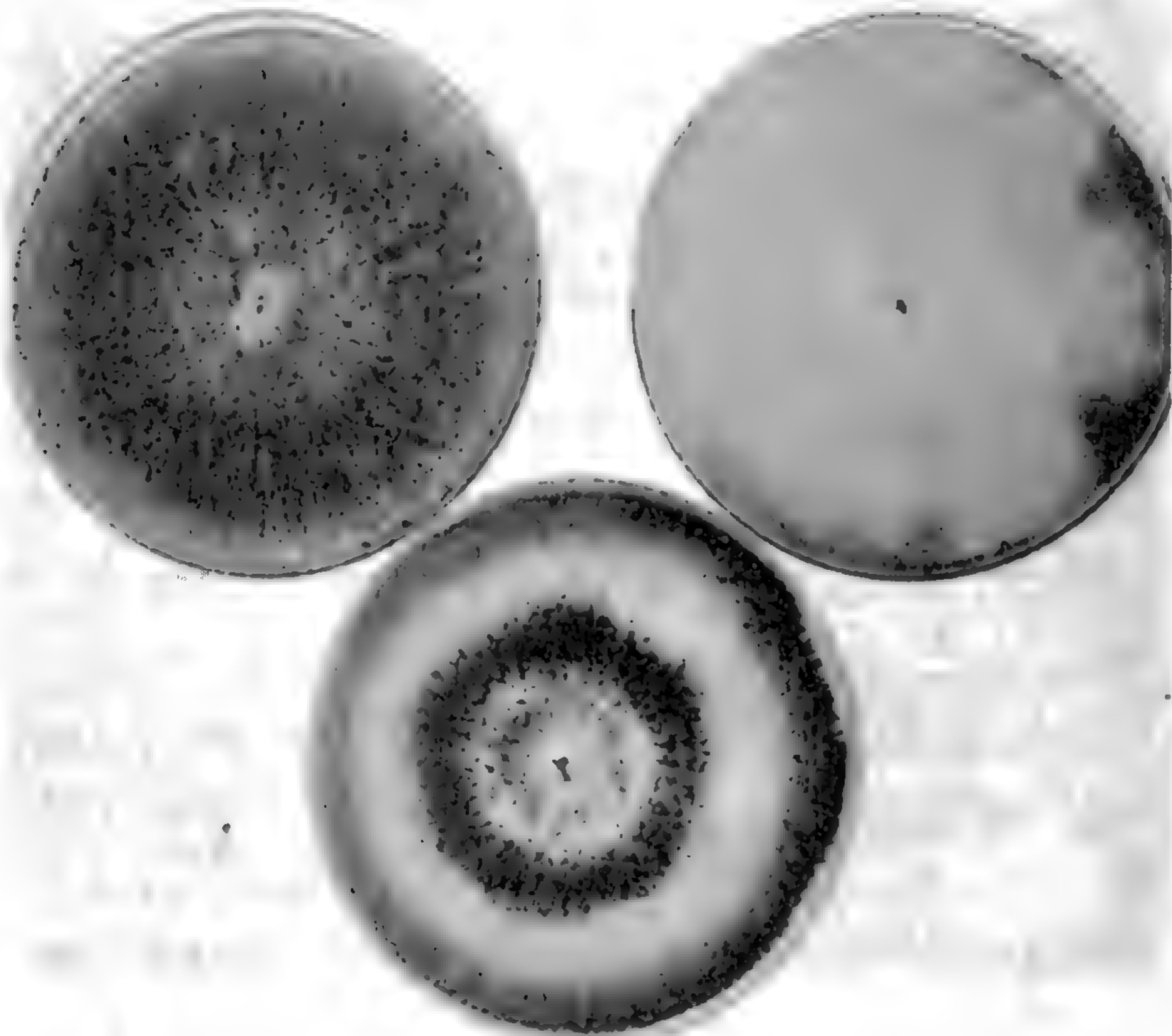
شكل (٦٠) : النمو الميقاتى للحوامل الاسبورانجية فى جنس *Pilobolus* . كل حامل اسبورانجى يحمل حافظة جرثومية فردية سوداء .

حين يتكون الميسليوم الخضرى فى الظلام . وهذه الفطريات إما تحتاج للضوء لتكوين التراكيب التكاثرية أو تكونها بغزارة أكثر فى الضوء عنه فى الظلام . والفطر *Trichoderma lignorum* فى شكل ٦١ يتبع هذا الطراز .

٢ - التراكيب التكاثرية تكون أكثر غزارة فى الحلقات المعرضة للظلام ، بينما يتكون الميسليوم الخضرى فى الضوء .

كما أن تبادل درجتى حرارة يمكن أيضا أن يسبب التحليق ، وفى بعض الأنواع يمكن استحداث التحليق إما بتبادل الضوء والاضلام أو بتبادل درجتى حرارة ، وأى تغير عن درجة الحرارة المثلى (سواء أعلى أو أقل) يفترض أنه يقلل

النمو الخضري ، والذي يكون مصحوبا بزيادة فى التكاثر (Ellis, 1931; Hafiz, 1951).



شكل (٦١) : تأثير الضوء على تجرثم الفطر *Trichoderma lignorum* . المزرعة لأعلى يسار نميت فى ضوء مستمر ، وهى غامقة بسبب التوزيع المنتظم للجراثيم . المزرعة لأعلى يمين نميت فى ظلام مستمر ولا تحتوى أية جراثيم . المزرعة السفلى نميت فى ظروف تبادل إضاءة وإظلام . النمو المتكون أثناء تعريضها للضوء يظهر كحلقات غامقة ، بسبب تكون الجراثيم ، فى حين النمو المتكون فى الظلام يكون فاتحا ، بسبب تغيب الجراثيم .

الاضرار والعوائق الميكانيكية : Injury and Michanical Barriers

إن أى إضرار بالميسليوم ، مثل التقطيع أو التفكيك ، يستميل عادة تكوين التراكيب التكاثرية . فعند تقطيع وتفكيك مزارع الفطر *Alternaria solani* ، فإن الحوامل الكونيدية تبرز من نهايات الهيفات المكسورة (Kunkel, 1918) . والأجسام الثمرية القرصية لجنس *Pyronema* تتكون على طول خط القطع فى المزرعة أو يمكن استمالة تكونها فى وجود بلورات من مواد كيميائية سامة (Robinson, 1926) . والفطر *Schizophyllum commune* يحتاج بالضرورة إلى تكوين المزدوج النووى لى يكون الثمار البازيدية ، ولكن تفكيك أو قطع الهيفات أحادية النواه سيؤدى إلى إنتاج ثمار بازيدية أحادية المجموعة الصبغية . واستجابة الفطر *S. commune* هذه تحكمها عوامل وراثية (Leonard and Dick, 1973) . ورغم أن ميكانيكية التحكم والاستجابة للضرر غير معروفة ، فقد اقترح أن تأثير الضرر المحدود يمكن أن يتمثل فى انسياب المواد الكيميائية التى تستميل التكاثر فى الخلايا المضارة (Hawker, 1957) . وتشير ملاحظات Lindegren and Hamilton (1944) إلى تدعيم ذلك وهى أن تكوين الكيس الأسكى فى الخميرة يحدث فقط فى بروتينات المستعمرة حيث يوجد التحلل الذاتى ، والذى يشير بذلك إلى أن نواتج التحلل الذاتى تلأثم التجرثم فى حالات محددة .

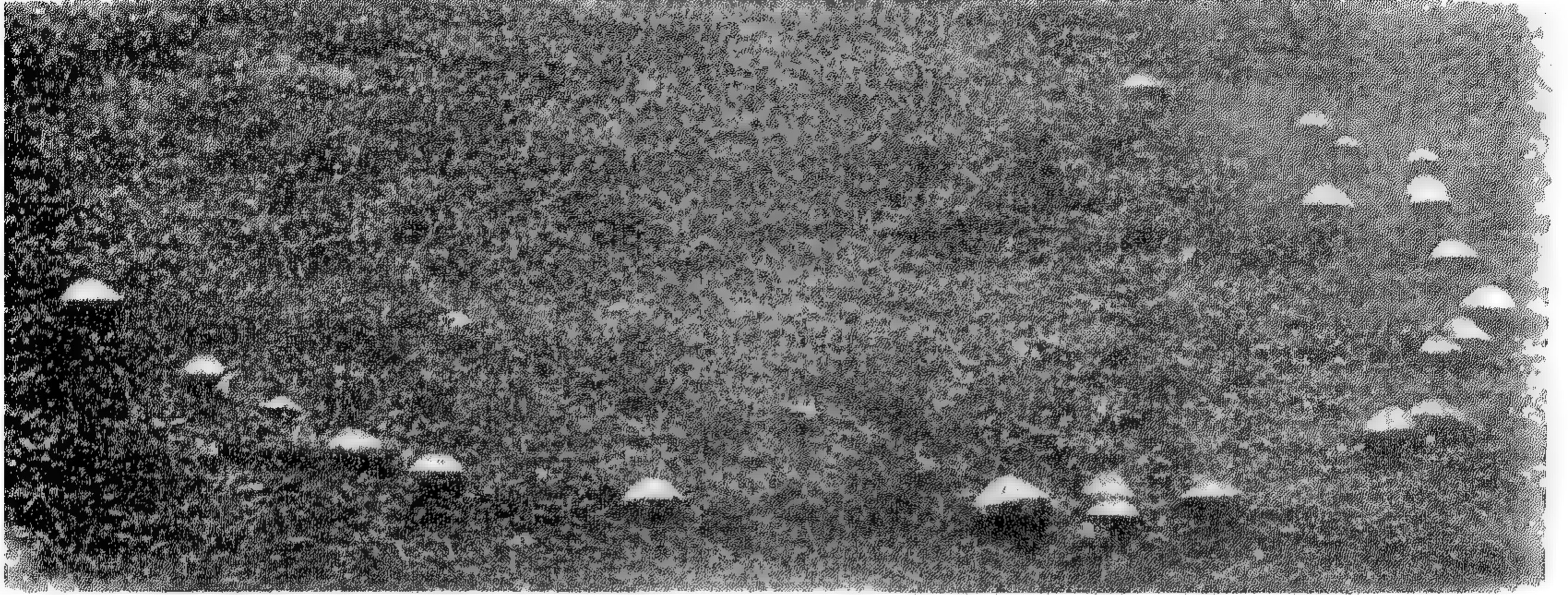
وفطريات مثل *Pyronema* تكون تراكيبها التكاثرية بمجرد وصول نموها إلى حافة طبق بترى أو عائق ميكانيكى آخر ، مثل قضيب زجاجى أو التجزئة فى الطبق . وقد لوحظت استجابة مماثلة فى الطبيعة . والفطر التحلل الذاتى *Hymenogaster luteus* يميل إلى تكوين ثماره البازيدية فى اتصال مع سطح

صلب مثل طبقة من الطمي ، الأحجار ، أو جذور الأشجار (Hawker, 1954) .
وميكانيكية تأثير الحاجز الميكانيكي غير معروفة .

التكاثر في البيئة الطبيعية : Reproduction in the Nature Habitat

إذا تابعت الفطريات في بيئاتها الطبيعية فإنك ستلاحظ أنها متخصصة جدا في حدوثها على طرز خاصة من الطبقات التحتية ؛ فهي عادة تحدث على النباتات أو المخلفات النباتية لأنواع معينة وأحيانا توجد فقط على جزء معين من النبات ، على الحشرات وأيضا قد توجد على جزء معين فقط من نوع حشري محدد ، على روث نوع معين من الحشرات ، أو على مادة حرقت حديثا . كما قد تحدث الفطريات أيضا في طرز خاصة من الأنفاق في البيئة ، مثل السهول ، الأراضي الخشبية ، أو الحقول المفتوحة . وإضافة لما سبق ، فإن الفطريات تنمو في أوقات معينة من موسم النمو ويحتمل أن يكون ذلك بصورة طارئة . وأحيانا يكون من المستحيل الحصول على نوع فطري معين في وقت ما لمدة سنوات لأن الظروف البيئية لم تسمح له بالتكاثر ، ولكن أثناء موسم تكاثر ملائم فإنك تجده فجأة قد عاود الظهور (شكل ٦٢) .

وتخصصية الفطريات للحدوث في أنفاق بيئية خاصة أو مواسم خاصة يتحدد بأى تخصصية للعوائل التي يكون لها توزيع بيئي أو موسمي ضيق وبقابلية الفطر للنمو خضرى أو إعادة إنتاجه تحت هذه الظروف البيئية الطبيعية التي تسمح بذلك . والفطر سواء في الطبيعة أو المعمل سيكون ثماره الجرثومية إذا توفرت متطلباته الغذائية وجميع ظروفه البيئية (الحرارة ، الضوء ، الحموضة ، الرطوبة ، ويحتمل تهوية الطبقة التحتية) داخل النطاق الضيق الخاص بذلك . ولهذا السبب ،



شكل (٦٢) : تكوين الثمار البازيدية فى الطبيعة . تتكون ثمار عيش الغراب عند حواف الميسليوم النامى تحت سطح التربة ، وتنضج فى نفس الوقت لأن جميع الظروف البيئية تكون ملائمة للتكاثر . وتعرف مثل هذه الحلقة من ثمار عيش الغراب عادة باسم «حلقة الجان» .

فإنه من المتوقع أن فطرا ما لا يتجرثم أثناء موسم تكاثره وأن الميسليوم سيظل ينمو خضرىا حتى تتوفر جميع الظروف الملائمة للتكاثر .

ومثل هذه العوامل البيئية التى تتغير يوميا فى موسمها هى الضوء ، الحرارة ، والرطوبة . والفطريات المعتمدة على الضوء تحتاج عادة إلى كميات بسيطة نسبيا من الضوء لى تثمر ، ومن المشكوك فيه أن شدة الاضاءة الطبيعية تصبح منخفضة جدا لدرجة تمنع التكاثر فى الطبيعية . ولذلك فإنه قد حدد (Wilkins and Patrick, 1940; Wilkins and Harris, 1946) أن التوزيع الموسمى والبيئى للفطريات يتحدد بواسطة درجة الحرارة والمحتوى الرطوبى للطبقة التحتية أثناء الموسم . وأنه فى فترة معينة يجب أن تتوفر الظروف البيئية الملائمة وتستمر قبل إنتاج الثمرة الجرثومية . ويختلف طول هذه الفترة الزمنية ، وكذلك طور الاسراع من نوع فطرى لآخر ولكنها تتناسب مع حجم الفطر

المتكون . ولهذا فإن الثمرة الجرثومية الكبيرة تحتاج إلى فترة أطول من الظروف الملائمة عنها في الثمار الصغيرة . وطبقا لذلك ، فإن الظهور السريع للثمار البازيدية في الخريف قد يكون استجابة جزئية لدرجات الحرارة القصوى المتوفرة أثناء الصيف . والرطوبة هي أهم العوامل المحددة للتكاثر تقريبا ، حيث أن كل الفطريات تتطلب قدرا معينا من الرطوبة ولكن كثيرا من الفطريات لا تختلف في احتياجاتها الحرارية (Wilins and Harris, 1946) .

الفصل الرابع

الجراثيم

Spores

تحتل الجراثيم الفطرية موقعا فريداً فى دورة الحياة حيث أنها نقطة النهاية لكل من دورتى التكاثر والنمو كما أن لديها الطاقة الكافية لتنمو وتعطى جيلا جديدا . والجرثومة قليلة التأثير جدا بالتغير غير الملائم فى الظروف البيئية إذا ما قورنت بالثالوس الخضرى ، وهى تمكن الفطر دائما من عبور الظروف غير الملائمة . والأهم من ذلك ، على أى حال ، أن جرثومة الفطر هى وحدة تكاثرية لديها القدرة على الانتشار لمسافات بعيدة .

والأمور التى تتعلق بالجراثيم هى تكونها بواسطة الثمرة الجرثومية الأم أو الميسليوم ، إنطلاقها أو تحررها من الأم ، إنتشارها إلى مواقع جديدة ، فترة الكمون المحتملة ، وأخيرا الانبات لكى تعطى ثالوسا جديداً .

وتقابل الجراثيم مخاطر عديدة على امتداد هذا الطريق - فمثلا قد لا تعمل ميكانيكيات الانطلاق والانتشار بكفاءة ، قد لا تتوفر الطبقة التحتية الملائمة للانبات والنمو ، وأخيرا قد لا تكون الظروف البيئية ملائمة لأى من الانبات أو

النمو بعده وتعمل قوانين الاحتمالات ضد نجاح أى جرثومة فردية ، وبالتالي فغالبية الجراثيم تفقد . ولكى نتحقق من ذلك ، فعلينا أن نأخذ فى الاعتبار أن فطر الكرات النافخة العملاق ، *Calvation gigantea* ، ينتج 7×1210 جرثومة بازيدية فى الثمرة البازيدية الواحدة التى تزن ٢٣٢ جراما ؛ فإذا أتيحت الفرصة لكل جرثومة لى تنبت وتكون ثمرة بازيدية بنفس الحجم ، فإن كتلتها مجتمعة ستكون ٨٠٠ ضعفا لحجم كوكبنا فى عام (Buller, 1924) .

تحرر الجراثيم : Spore Release

بعد أن تنتج الجراثيم بواسطة الوالد ، فإنها يجب أن تتحرر لى تصل إلى موقع جديد . ويمكن للجراثيم أن تتحرر خلال تداخل العوامل الفيزيائية للبيئة والتى يلعب الفطر فيها دورا سلبيا ، أو أنها تطلق بقوة بواسطة الفطر .

الميكانيكيات السلبية لتحرر الجراثيم

Passive Mechanisms Of Spore release

ينتج عدد كبير جدا من الفطريات ، خاصة الأشكال الكونيدية ، جراثيما جافة تكون معرضة بحرية للهواء المحيط . والجراثيم من هذا الطراز مكيّفة بشكل خاص لأن تزال من فوق أبيها بتيارات الهواء التى تنزع منه الجراثيم . وإزالة الجراثيم بتيارات الهواء تكون أكثر كفاءة فى الثمار الجرثومية كأسية الشكل عنها من فوق سطح مسطح لأن تيارات عكسية تنتج داخل الكأس فتحمل الجراثيم لأعلى حيث يمكنها أن تتصل بتيار مرتد آخر فيحملها خارج الكأس (Bordie and Greory, 1953) . ولا ينتج نظام تيار عكسى مماثل فوق الأسطح المنبسطة .

وبتساقط قطرات المطر فإنها تتجزأ إلى قطيرات أصغر بفعل الارتطام ، فإذا ما هبطت على فطر ما ، فإنها ستنزع الجراثيم وتحملها للخارج مع رذاذها . وهذا النوع من تحرر الجراثيم يمكن أن يحدث في طراز الجراثيم الجافة والتي يحررها الهواء أيضا ، ولكنه فعال بصورة خاصة في الفطريات التي تنتج جراثيمها في هلام لزج ، جاعلا التحرر الهوائي غير ممكن .

وتشمل الفطريات التى تحمل الجراثيم فى مادة لزجة فطريات كونيديية وبعض الفطريات الأسكية التى تفتقر إلى الأكياس الأسكية المكشوفة . والفطريات الأسكية ذات هذه الطبيعة تتضمن بعض الأفراد ثنائية الجدار الأسكى والتى يحدث فيها تحرر الجراثيم الأسكية عن طريق تحول الثمرة الأسكية إلى مادة جيلاتينية وكذلك فى بعض أفراد رتبة أوفيوستوماتالات Ophiostomatales (مثل جنس *Chaetomium*) حيث تتحلل الأكياس الأسكية . وفى الطراز الأخير ، تكون الأكياس الأسكية المتحللة هلاما يحوى جراثيما أسكية حرة . ويبرز الهلام للخارج من عنق الجسم الثمرى القارورى ، ويشبه فى ذلك كثيرا خروج معجون من أنبوبة عند الضغط عليها . ويكتمل تحرر هذه الجراثيم برذاذ المطر . وفى بعض الحالات ، يحتمل نزع الثمرة الجرثومية بأكملها بسقوط قطرة مطر والتى تلقيها للخارج . وقد وجد أن الأجسام الثمرية القارورية لجنس *Chaetomium* تنتشر لمسافة ٣٣ سنتيمترا بهذه الطريقة (Dixon, 1961) .

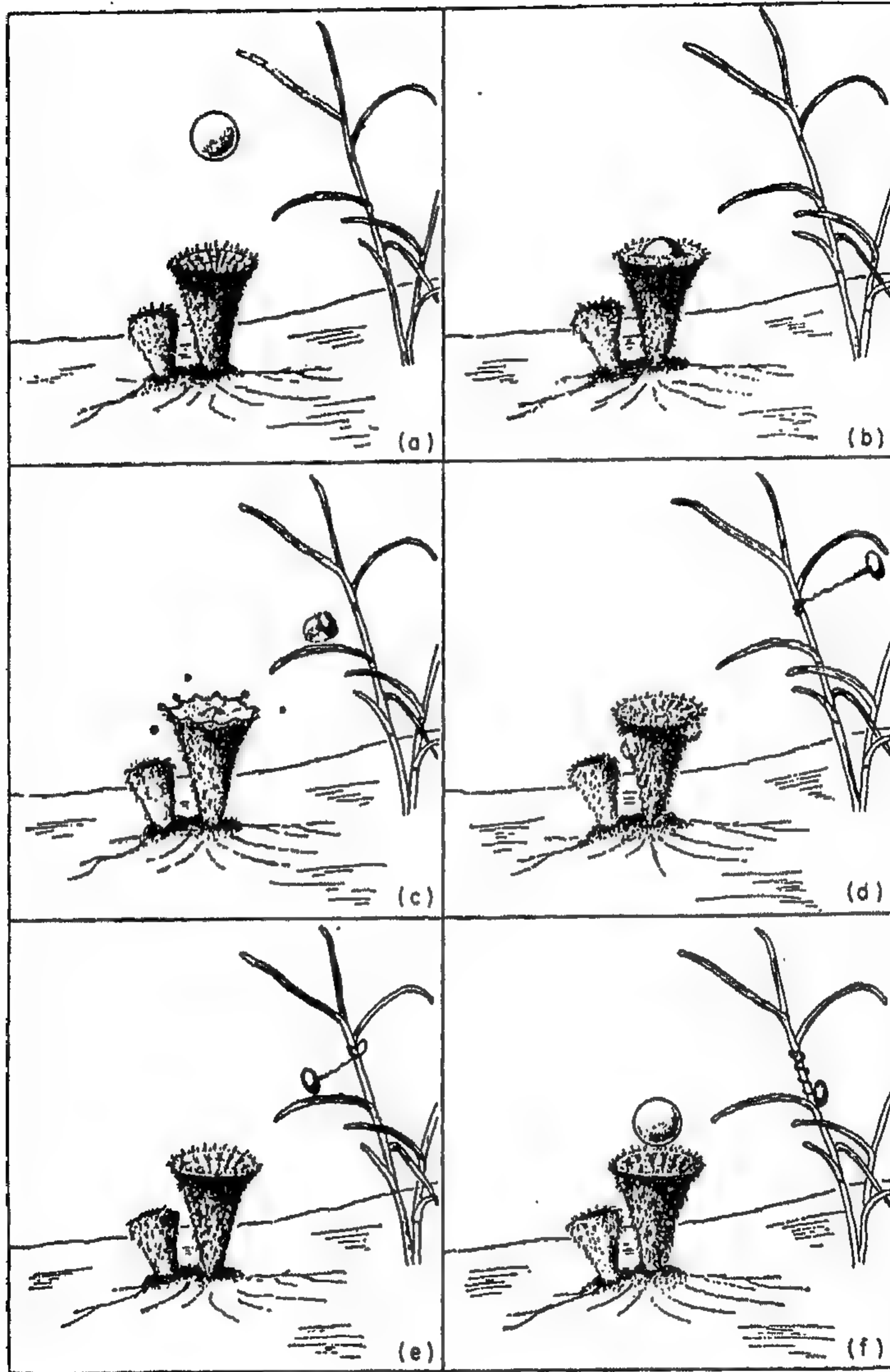
وقد تنزع قطرات المطر الجراثيم أيضا عن طريق تفجير الثمرة الجرثومية .
فقطرات المطر الساقطة على التخت الخارجى لفطر بازيدى معدى تضغط عليه ،
مؤدية إلى دفع الهواء والجراثيم للخارج من خلال الثقب فى صورة سحابة تعلو
إلى ارتفاع يصل إلى ٢ - ٣ سم (Gregory, 1949) .

والتراكيب الخاصة المهيئة لاستغلال قوة سقوط المطر هي «كئوس الرذاذ Splash cups" الموجودة فى رتبة نيدولاريالات Nidulariales ، فطريات عشب الطائر (أنظر الفصل الخامس - الجزء الأول) (Brodie, 1951, 1956) . وسنأخذ الفطر *Cyuthas striatus* كمثال لهذه الميكانيكية . إن قطرات المطر الكبيرة يكون قطرها حوالى ٤ ملليمتر ، وهى أقل قليلا من قطر فتحة الثمرة البازيدية قمعية الشكل للفطر *C.striatus* (٦ - ٨ ملليمتر) . ولقطرات المطر الكبيرة لزوجة طرفية (توتر سطحى) قيمتها ٦ متر/ ثانية ، وسقوط الماء القمع يولد ضغطا على الجوانب ، ينحدر أفقيا بزاوية قدرها ٦٠° - ٧٠° (أثناء استخدام النماذج ، وجد أن هذه الزاوية هى أكثر زوايا الانحدار تأثيرا) . وقوة ضغط الماء المتجه لأعلى ينزع الثميرات ويقذف بها لمسافة تصل إلى ١ متر . وأثناء الطيران ، يتدلى الحبل السرى الخيطى الشكل للخلف من الثميرة حتى تثبت نهايته اللزجة - الماسك - نفسها بأى جسم يعترضها . وتقف الثميرة فجأة أثناء طيرانها وتسحب للخلف ، فيتلف الحبل السرى حول العائق (شكل ٦٣) . وهذا العائق هو عادة أحد أشكال العشب التى يمكن أن يأكلها حيوان ، مما يمكن الفطر من إكمال دورة حياته .

الميكانيكيات الفاعلة لتحرر الجراثيم:

Active Mechanisms Of Spore Release

تشارك جميع الميكانيكيات الفعالة لتحرر الجراثيم فى خاصية قذف الجراثيم فى الهواء بقوة كبيرة . وتتحدد المسافة التى تسافر إليها الجرثومة بحسب لزوجتها ، شكلها ، حجمها ، وكثافتها . والمعادلة المبسطة للمسافة (d) التى تسافرها الجرثومة يمكن التعبير عنها كالتالى : $Kr^2 = d$ ، حيث K هو ثابت ، r



شكل (٦٣) : انطلاق ثميرة من الجسم الثمري البازيدي للفطر *Cyathus striatus* : (a) ، (b) سقوط قطرة مطر في كأس ؛ (c) الثميرة وقد انطلقت للخارج والماسك معها ؛ (d) الماسك يلتصق بنبات في حين انطلقت الثميرة للأمام بقوة دفعها فيمتد الحبل السري ويسحبها ؛ (e) الثميرة ترتد للخلف عند ما يمتد الحبل السري لأقصاه ؛ (f) يؤدي الارتداد إلى دوران الثميرة حول نقطة اتصالها ويلتف الحبل حول ساق النبات في حين تسقط قطرة مطر أخرى على الكأس .

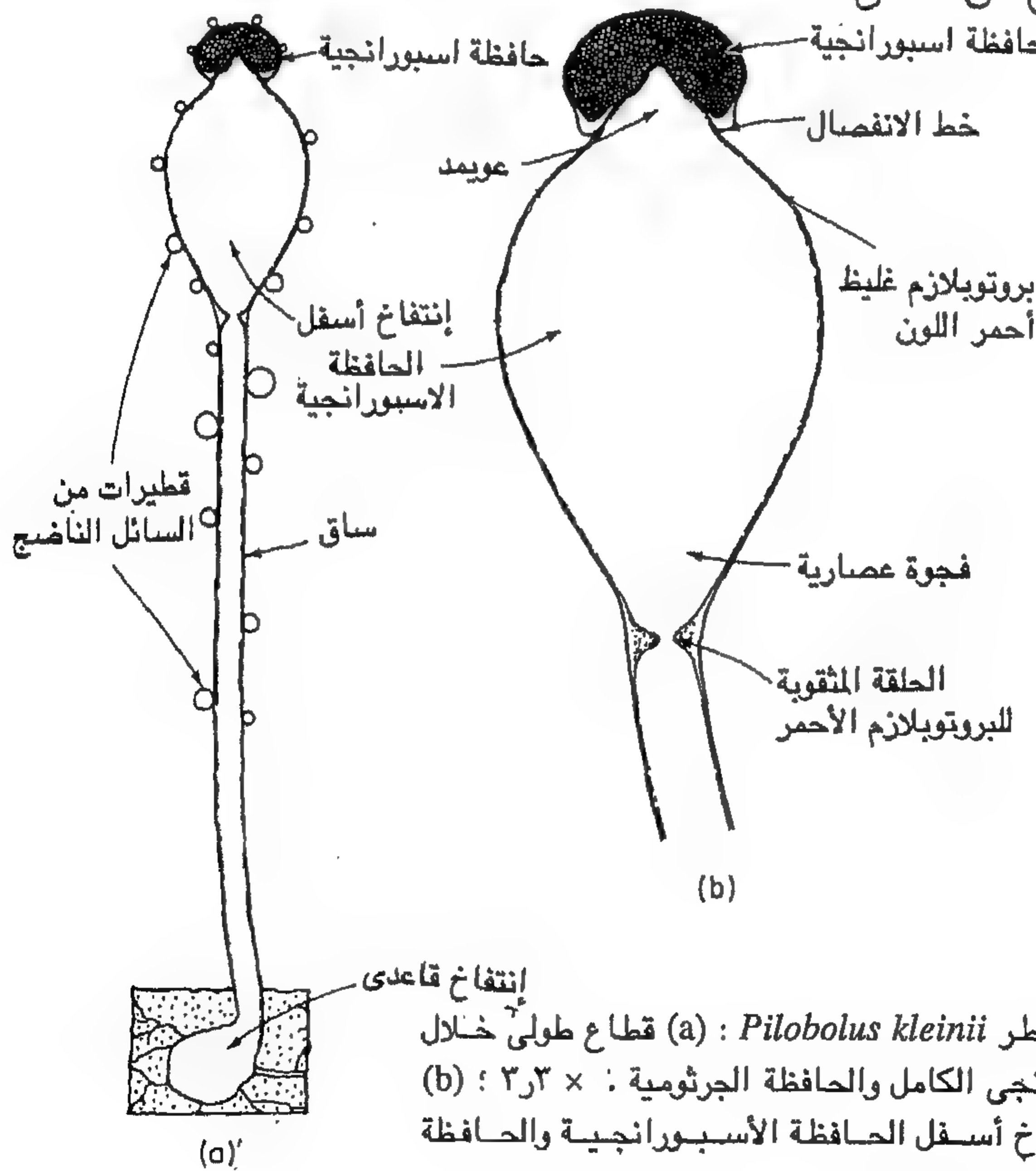
هى نصف قطر الجرثومة . أى كلما زاد نصف قطر الجرثومة ، كلما زادت المسافة التى تصل إليها كنتيجة لقوة الدفع . وبذلك نجد أن الجراثيم الأصغر تلقى فقط لمسافات قصيرة ، فى حين تلقى الجراثيم الأكبر لمسافات أكبر نسبيا . (Ingold, 1965, 1966, 1971) .

ميكانيكية الانفجار : Explosive Mechanisms

من الوسائل الشائعة لانطلاق الجراثيم بقوة أنه فى مثل التراكيب التى تحتوى على فجوة عصارية كبيرة تصبح منتفخة عن طريق زيادة التركيز الاسموزى ثم تنفجر فجأة ، حاملة الجراثيم فى سحابة من الماء . وتحدث هذه الميكانيكية فى جنس *Pilobolus* (من الميوكورالات) ، *Basidiobolus ranarum* ، *Entomophthora muscae* (من الانتوموفثورالات) ، وفى غالبية الفطريات الأسكية .

جنس *Pilobolus* : أنواع هذا الجنس تطلق بقوة الحافظة الجرثومة كاملة ، وهذا يفسر اسمها الذى يعنى لغويا " قاذف القبعة " "hat-thrower" (باليونانية) . وتحدث هذه الفطريات بغزارة على روث الخيول . فإذا وضع روث حديث فى غرفة رطوبة بحيث تكون معرضة للضوء ، فإن حوافظ جرثومية عديدة من *Pilobolus* سوف تظهر عادة خلال أيام قليلة . وتظهر محاصيل متتابعة من الحوافظ الجرثومة كل صباح ويكتمل إنطلاقها مبكرا بعد الظهر . ويحمل جنس *Pilobolus* حافظة جرثومة واحدة على كل حامل اسبورانجى . والحافظة الاسبورانجية لها جدار سميك أسود ، وهى عدسية الشكل ، وتحتوى على ١٥٠٠٠ إلى ٣٠٠٠٠ جرثومة ، والحامل الاسبورانجى هو خلية فردية تتكون من

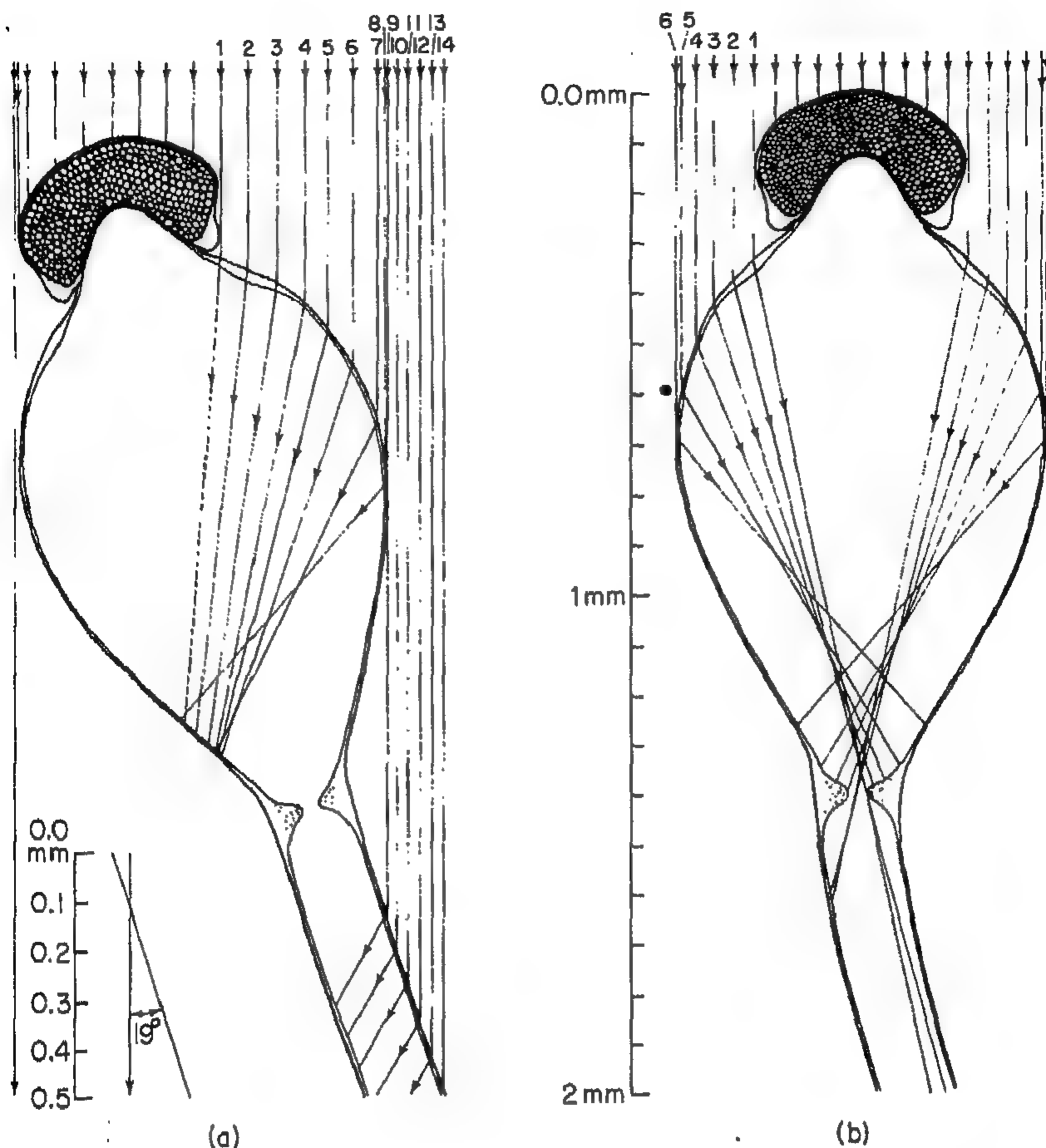
ثلاثة أجزاء : (١) انتفاخ قاعدي يثبتته جيدا في الطبقة التحتية ، (٢) جزء ساقى مستطيل ؛ (٣) إنتفاخ أسفل الحافظة الاسبورانجية (شكل ٦٤) . والانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومة كمثرى الشكل وأكبر بكثير ومن الحافظة ، التي تستقر على عويمد مخروطي الشكل . ويحتوى الإنتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية على فجوة عصارية فردية تملأه كلية باستثناء طبقة رقيقة من البروتوبلازم تلاصق الجدار . ويتميز هذا البروتوبلازم فى جانبيين حيث يكون أغلظ ومحمر اللون ، بسبب وجود الكاروتين . ويوجد أحد مثل هذين الجانبين بالقرب من قمة الانتفاخ ، والثانية عند القاعدة حيث يشكل البروتوبلازم المحمر حلقة مثقوبة تفصل الانتفاخ عن الساق .



شكل (٦٤) : الفطر *Pilobolus kleinii* : (a) قطاع طولى خلال الحامل الاسبورانجى الكامل والحافظة الجرثومية : $2.3 \times$ (b) تفصل الانتفاخ أسفل الحافظة الاسبورانجية والحافظة الاسبورانجية . $10 \times$ تقريبا .

والحامل الاسبورانجى ينتحى للضوء ، فيميل الساق تجاه مصدر الضوء حتى تصبح الحافظة الجرثومة مواجهة للضوء مباشرة . ويتم التحكم فى هذا الانتحاء بواسطة الانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية . والحافظة الجرثومية السوداء تمنع أى أشعة ضوئية من أن تخرقها ، ولكن الانتفاخ البارز أسفل الحافظة الجرثومية يكون معرضا للضوء الذى يخرق البروتوبلازم السميك المحمر قرب قمة الانتفاخ . وهذه الكتلة البروتوبلازمية تعمل تماما كعدسة محدبة الوجهين فتتكسر أشعة الضوء التى تتجمع فى بقعة على الجانب الآخر من الانتفاخ . فإذا كانت الحافظة الجرثومية مواجهة تماما لمصدر الضوء (وهذا يعنى أن أشعة الضوء تكون موازية للمحور الطولى للانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية) ، فإن الضوء المنكسر سيخرق الحلقة البروتوبلازمية المحمرة الحساسة للضوء الموجودة عند قاعدة الانتفاخ بطريقة متزنة . وإذا كانت الأشعة تخرق فى صورة متزنة ، فلن يحدث تغير . أما إذا كانت الحافظة الجرثومة لا تواجه مصدر الضوء تماما ، فإن الضوء المنكسر سيخرق الجدار أسفل الحافظة الجرثومية (وليست الحلقة) وسيكون غير متزن للانتفاخ ككل (شكل ٦٥) . وتظهر عندئذ استجابة على البروتوبلازم الذى يتجه إلى الحلقة المحركة فى الساق (أسفل الحلقة الحساسة للضوء) ، مسببا نمو جدار الساق فى الجانب البعيد عن الضوء بصورة أسرع منها فى الجانب المواجه للضوء . ويستمر نمو الجدار حتى يصبح الحامل الاسبورانجى فى وضع مواز لأشعة الضوء ، والذى يستقر عندما يخرق الضوء المنكسر الحلقة الحساسة للضوء .

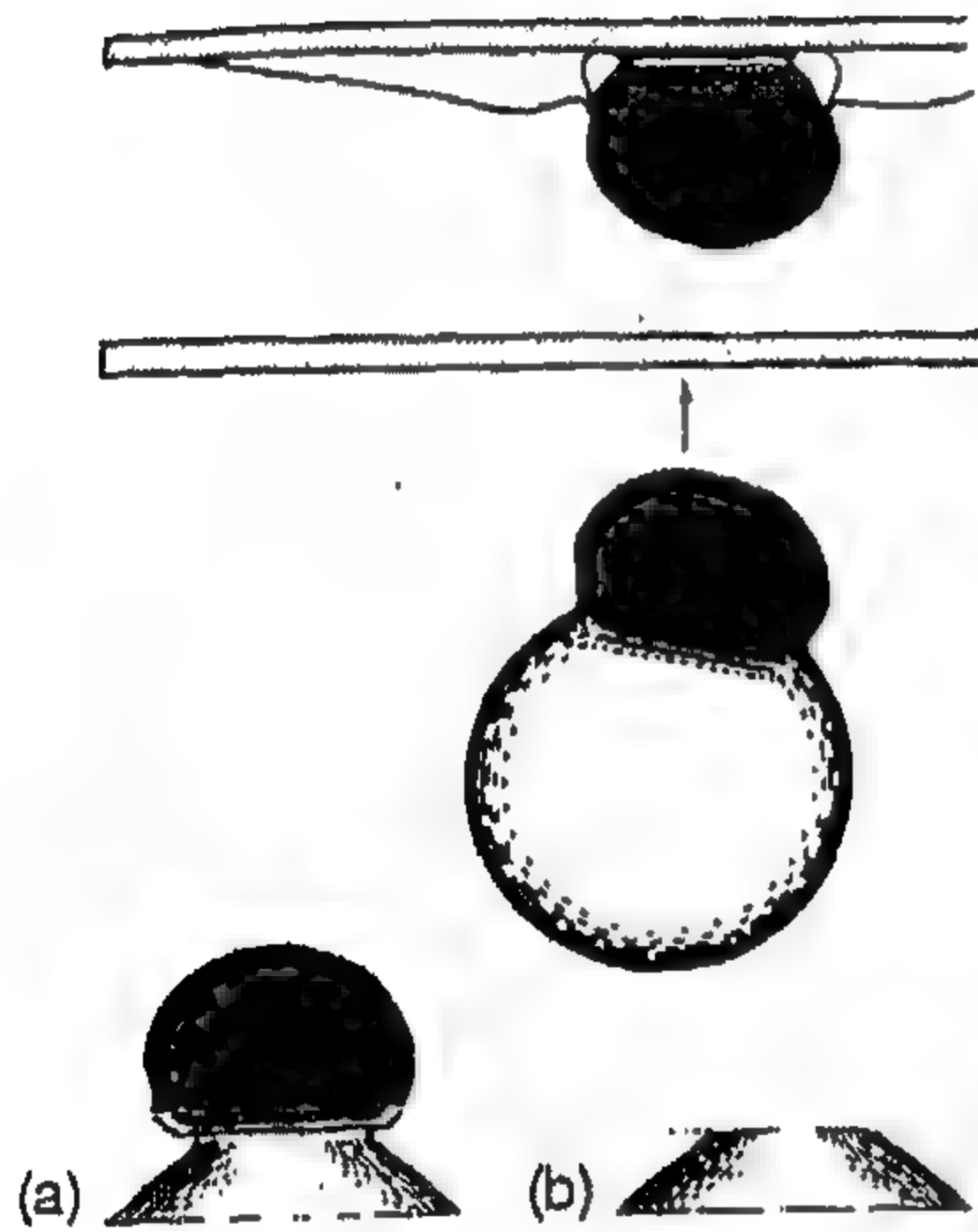
وفى نفس الأثناء ؛ تحدث تغيرات معينة كمقدمة لانطلاق الحافظة الجرثومة . فيكون الجدار السفلى للحافظة الجرثومية عديم اللون وينفصل عن الانتفاخ أسفل



شكل (٦٥) : الفطر *Pilobolus kleinii* : (a) المحور الرئيسي على زاوية ١٩° من مصدر الاضاءة الأقوى . وهذا وضع غير ثابت فسيولوجيا ؛ (b) المحور الرئيسي للانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية والحافظة الجرثومية ذاتها أعيد توجيهه الآن تجاه مصدر الضوء الأقوى ، وهو وضع مستقر فسيولوجيا .

الحافظة الجرثومية . وتظهر بذلك حلقة مخاطية تحيط قاعدة الحافظة الجرثومية . وتنتفخ المثانة أسفل الحافظة الجرثومية بدرجة كبيرة جدا (حوالي ٥٥ ضغط جوى) وفي النهاية تتمزق منطقة فاصلة (تحيط العويمد) . وفجأة يزداد الضغط داخل الانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية ، وتنفجر الفجوة

العصارية بقوة ، حاملة الحافظة الجرثومية معها لأعلى . وتكون سرعة الانطلاق حوالى ١٤ متر/ثانية ، والمسافة الأفقية التى تنتقل إليها تكون كبيرة إذ تبلغ ٢ متر (Buller, 1934) . وتبتل الحلقة المخاطية بالسائل مسببة إلتصاق الحافظة الجرثومية بأى جسم يعترضها عند هبوطها (شكل ٦٦) . وهذا الجسم يحتمل أن يكون نصل عشب الذى سيؤكل بواسطة حصان .



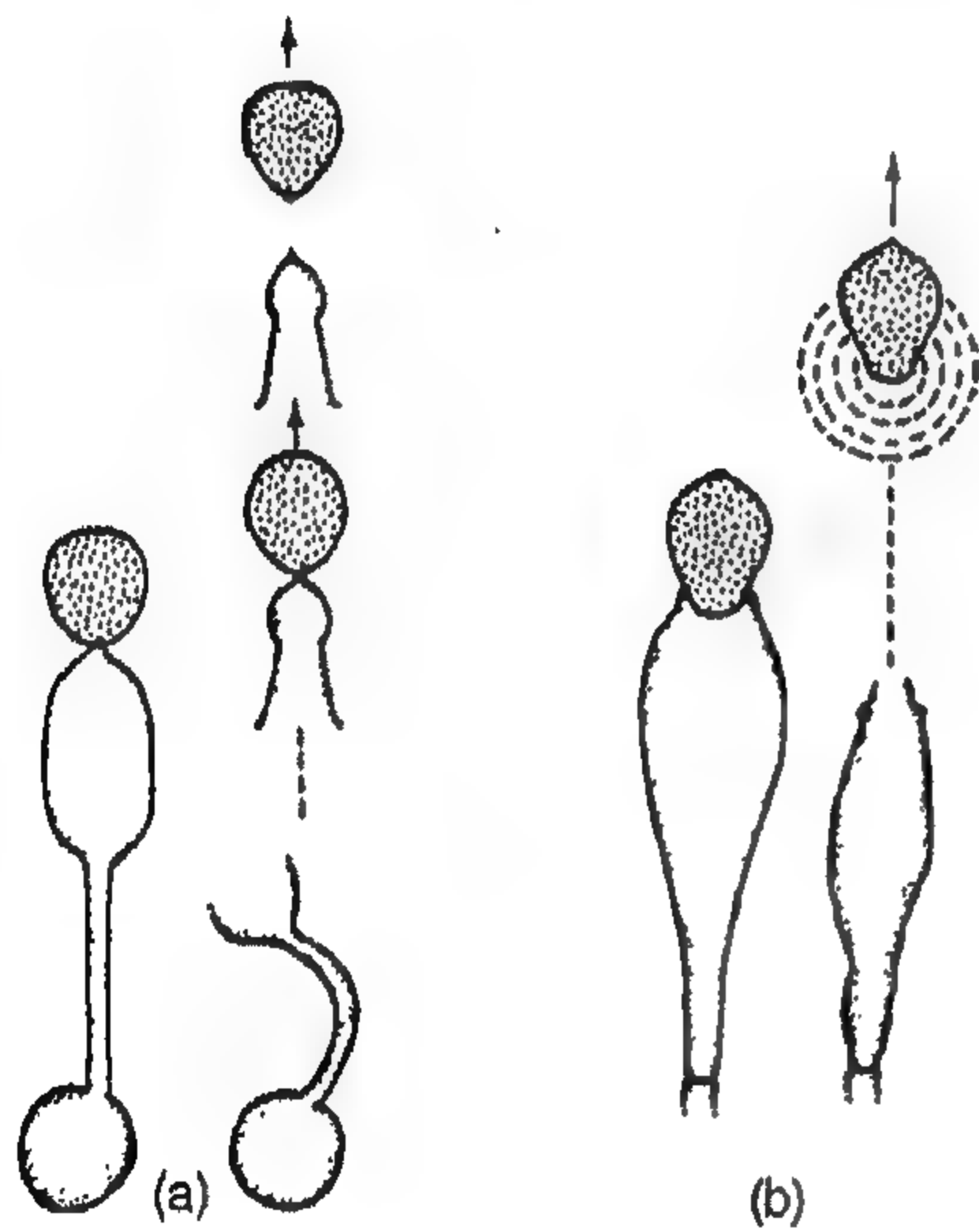
شكل (٦٦) : الفطر *Pilobolus kleinii* : (a) حافظة جرثومية بعد وقت قصير من انفصالها عن جدار الحافظة الجرثومية السفلى . تحاط قاعدة الحافظة الجرثومية بشريط جيلاتينى والتى يمكن تمييز الجراثيم الاسبورانجية من خلاله ؛ (b) طيران وهبوط الحافظة بالجرثومة بعد انطلاقها . يبقى جزء من جدار تحت الحافظة الجرثومية متصلا بالحافظة الجرثومية ، وتكون مصاحبة بنقطة سائل كبيرة . هذا السائل يمكن الحافظة الجرثومية من الالتصاق بأى سطح عند هبوطها .

واستجابة الانتحاء الضوئى والانطلاق القوى للحافظة الجرثومية هما تكييفان للبيئة التى يعيش فيها جنس *Pilobolus* . فأنواعه تتجرثم على روث الخيل ، الذى يتحلل فى أماكن غير منتظمة ومتداخلة . ومن الضرورى أن تصل الحوافظ الاسبورانجية إلى فضاء مفتوح ونصل الأعشاب لكى تستهلك مرة أخرى بواسطة حصان ؛ وسوف تفقد الحوافظ الجرثومية إذا انطلقت فوق الروث . لذلك فأنواع *Pilobolus* كيفت جيدا لهذه العوائق لأن حواملها الاسبورانجية تتجه نحو

الفضاء المفتوح (محددة باتجاه الضوء) ، وأن حوافها الجرثومية تنطلق بقوة في هذا الاتجاه . وبنوعية *Pilobolus* (تسمى أيضا بنوعية الروث) حادة التصويب ، حيث يمكن تقدير ذلك بوضع روث يحمل حواف اسبورانجية داخل صندوق معتم يبطن بورق أبيض وذو ثقب صغير مضيء عند قمة الصندوق .

الفطرين *Basidiobolus Ranarum* and *Entomophthora musca* :

يوجد الفطر *Basidiobolus ranarum* على براز الضفادع ، ويتطفل الفطر *Entomophthora muscae* على الذباب ، وهما يعتمدان على التمرق الفجائي للحامل الاسبورانجي لإطلاق الحافظة الجرثومية الفردية (شكل ٦٧) .



شكل (٦٧) : إطلاق الحافظة الجرثومية بواسطة الفطرين (a) *Basidiobolus ranarum* ، (b) *Entomophthora muscae* .

ويكون الفطر *B. ranarum* حوامل اسبورانجية دقيقة سواء من الميسليوم أو من الحافظة الجرثومية المنطلقة . ويتضخم الحامل الاسبورانجي عند قمته ليعطى انتفاخا بصلى الشكل تحت الحافظة الجرثومية والذي يحمل الحافظة

الجرثومية على عويمد . وتوجد منطقة ضعيفة مستديرة قرب قاعدة بصلة تحت الحافظة الجرثومية ، والتي تتمزق فجأة عندما يزداد الانتفاخ . وجدار الحافظة الجرثومية فوق خط الانفصال يكون مرنا ، فى حين يكون الجدار أسفل الخط صلبا . وعندما يحدث الانفصال ، ينكمش الجزء العلوى المرن ويقذف سائل الفجوة العصارية للخلف . وعندئذ ينطلق الجزء العلوى من بصلة تحت الحافظة الجرثومية ومعه الحافظة الجرثومية نفسها ، وتصل مسافة انطلاقها إلى ١ - ٢ سم (Ingold, 1934) .

وتتولد الحافظة الجرثومية للفطر *Entomophthora muscae* أيضا على حامل اسبورانجى منتفخ ، ولكن هذا الحامل - بعكس ما يحدث فى الفطر *B. ranarum* - يتمزق أسفل الحافظة الجرثومية مباشرة . ويدفع ضغط العصير الناتج عن ذلك الحافظة الجرثومية لمسافة ١ - ٥ سم (Ingold, 1953) .

الضفريات الأسكية Ascomycotina : من الصفات العامة تقريبا للكيس الأسكى أنه يقذف جراثيمه الأسكية بقوة . ويبطن الكيس الأسكى بطبقة سيتوبلازم رقيقة تحيط بفجوة عصارية كبيرة . وتوجد الجراثيم الأسكية فى هيئة معلق فى الفجوة العصارية ، حيث تتعلق احداها بالآخرى بواسطة إلتصاقها الذاتى وتدعم قميا بشريط مخاطى . بعد ذلك يتكون ضغط كبير فى الكيس الأسكى . ويعزى تكوين هذا الضغط عادة إلى كمية الجليكوجين الكبيرة (يتحدد بالصيغة البنية - الكستنائية مع اليود) الموجودة فى الفجوة لعصارية وتحولها التدريجى إلى سكريات ذائبة . وهذه السكريات الذائبة - بالمقارنة بأية أملاح أخرى موجودة - ترفع التركيز الاسموزى لمحتويات الكيس الأسكى . ولقد قدر التركيز الاسموزى للسائل داخل الكيس الأسكى للفطر *Sordaria fimicola*

بحوالى ١٠ - ٢٠ ضغط جوى (Ingold, 1971) . وفى بعض الانواع ، يبدأ تولد الضغط داخل الكيس الأسكى بالامتصاص المباشر لماء المطر (Zoberi, 1973) ، أو بانتفاخ المخاط (Ingold, 1971) . ويتغاضى ميكانيكية بناء هذا الضغط ، فإن الضغط الناتج يسبب فتح طرف الكيس الأسكى خلال فتحه سابقة التحديد أو خلال شق وتدفع الجراثيم الأسكية بقوة للخارج . وتنتفخ الأكياس الأسكية الموجودة داخل الثمرة الأسكية - فردية وفى تتابع أوفى نفس الوقت . وقد تكون المسافة التى تنطلق إليها الجرثومة الأسكية أقل من ملليمتر واحد أو تصل إلى ٤٠ سنتيمتر ولكنها تكون عادة ٥٠ إلى ٢ سنتيمتر (Ingold, 1971) .

والتركيب الظاهرى للثمرة الأسكية التى تحمل أكياسا أسكية إنفجارية يحتمل أن تضيف صفاتا خاصة على سلوك الكيس الأسكى قبل انطلاق الجراثيم الأسكية ، ويمكن أن نميز ثلاثة طرز أساسية من هذه الحالات : تلك المتكونة فى جسم ثمرى مغلق ذو الجدار غير المتلاشى ، فى ثمرة أسكية ذات فتحة ، وفى الجسم الثمرى القرصى . وسنتحدث عن هذه الطرق بتفصيل أكثر .

الأجسام الثمرية المغلقة ذات الجدار غير المتلاشى :

Cleistothecia with Nondisintegrated Wall

توجد الأجسام الثمرية المغلقة ذات الجدار غير المتلاشى فى رتبة إريسيفالات . وفى هذه الفطريات ، يتضخم الكيس الأسكى ويحدث ضغطا داخل جدار الثمرة الأسكية . يفتح هذا الجدار المضغوط بقوة وفرقة ، طاردا الكيس الأسكى بأكمله إلى مسافة تصل عدة سنتيمترات . ثم يطرد الكيس الأسكى بعد ذلك جراثيمه الأسكية بقوة أيضا (Woodward, 1927) .

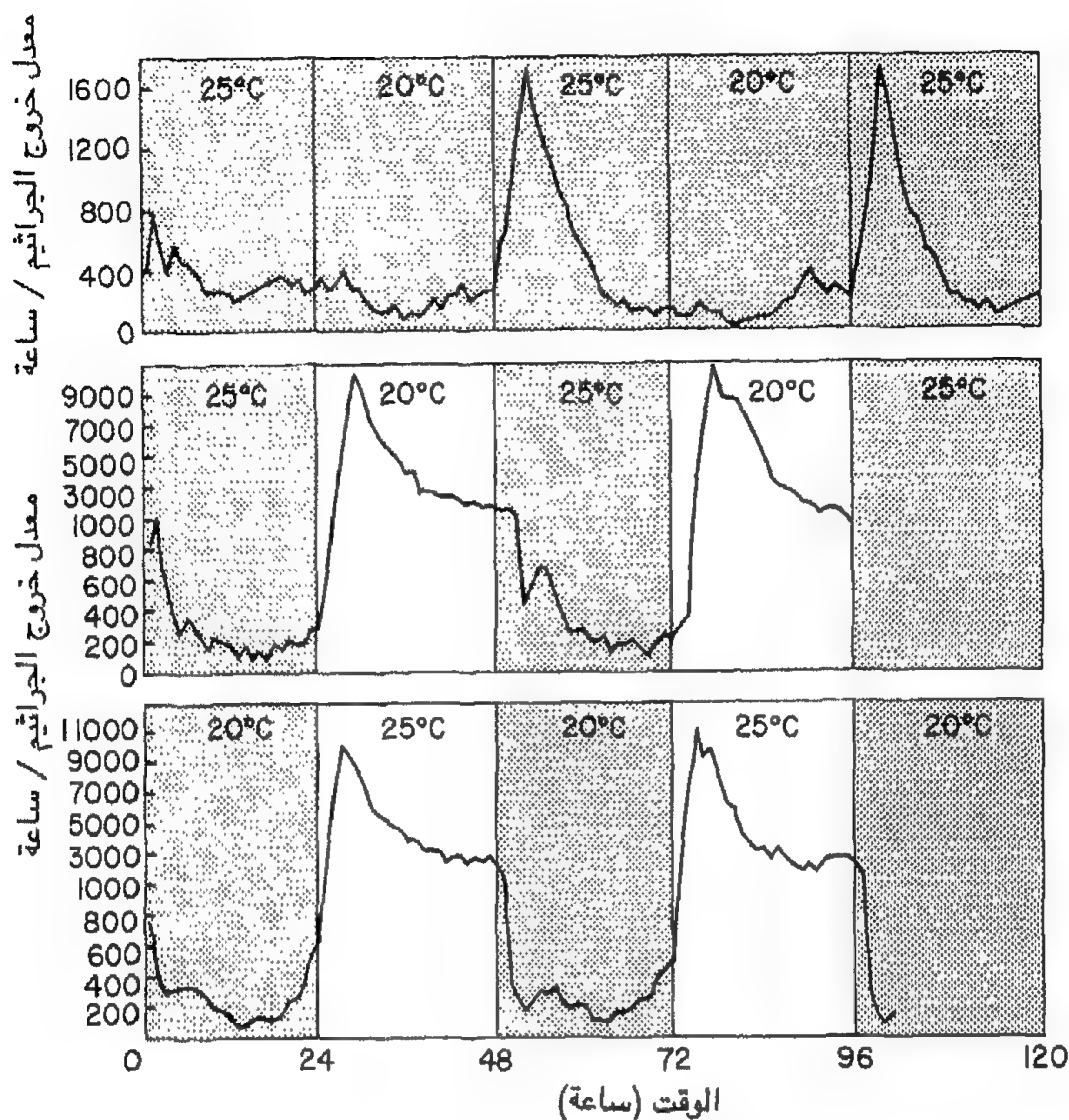
الثمار الأسكية ذات الفتحة Ostiolate ascocarps : توجد الثمار الأسكية المفلقة ذات الفتحة الصغيرة فقط فى الفطريات الأسكية المسكنية والقارورية . وهى يمكنها أن تحرر جراثيمها الأسكية فقط إذا استطاعت الأكياس الأسكية أن تبرز خلال الفتحة . وفى بعض الأنواع يوجد عنق موجب الانتحاء الضوئى ، فيميل تجاه الضوء (Ingold, 1971) . والفتحة ضيقة جدا لدرجة أن كيس أسكى واحد فقط يستطيع أن يطلق جراثيمه الأسكية فى وقت ما .

وفى بعض الفطريات الأسكية ذات الفتحة ، تظل الأكياس الأسكية متصلة عند قواعدها وتصل للفتحة بأن تستطيل . وإذا كان الكيس الأسكى وحيد الجدار ، فإن الكيس الأسكى يستطيل بكامله ، فى حين إذا كان الكيس الأسكى ثنائى الجدار ، فإن الجدار الداخلى للكيس الأسكى وحده هو الذى يستطيل . وتستطيل الأكياس الأسكية بنموها الذاتى وبضغط الأكياس الأسكية المحيطة . فيستطيل كل كيس أسكى ، يصل إلى الفتحة ، ثم يطلق جراثيمه الأسكية . وينكمش الكيس الأسكى بعد ذلك للخلف داخل الثمرة الأسكية ثم يتحطم (Ingold, 1971) .

وعلى العكس مما سبق ، فإن بعض الأكياس الأسكية تنفصل عن القاعدة ، وتطفو لأعلى إلى الفتحة فى شكل هلامى ، ثم تبرز واحدة بعد الأخرى بين شفتى الفتحة ، وعندئذ تطلق جراثيمها الأسكية بقوة . والفطريات الأسكية القارورية ذات الأكياس الأسكية المنفصلة هذه توجد فى بعض أفراد سفيريات ذات العنق الطويل جدا فى الثمرة الأسكية القارورية . وفى هذه الفطريات ، لا يستطيع الكيس الأسكى المستطيل أن يصل إلى فتحة الخروج بأى حال (Ingold, 1933) .

أصبح متعادلا أو قريبا لما يحدث عند درجة الحرارة المنخفضة . وعند رفع درجة الحرارة مرة أخرى ، إرتفع معدل انطلاق الجراثيم الأسكية ثانية (شكل ٦٨) . هذه الدورة المعتمدة على درجة الحرارة يمكن أن تكرر عدة مرات فى الظلام . ومع ذلك ، فإذا أدخلنا تبادل فترات إضاءة وإظلام للتجربة ، فإن الفطر سيستجيب لدورات الضوء وليس لدرجات الحرارة فى تلك الدورات المستخدمة ١٥° ، ٢٥° أو ٢٠° ، ٢٥° م . ولكن الضوء لم يتمكن من استمالة انطلاق الجراثيم فى المزارع التى ظلت عند درجة ٨° م . ويقترح (Ingold 1971) أن الضوء هو العامل المحدد عند درجات الحرارة العليا ، بينما درجة الحرارة نفسها هى المحددة تحت الظروف الباردة . وفى الطبيعة ، تتوفر كلا درجات الحرارة العالية والاضاءة القصوى أثناء النهار ، مما يؤدى إلى أقصى إنطلاق للجراثيم الأسكية بواسطة الفطر *S. fimicola* .

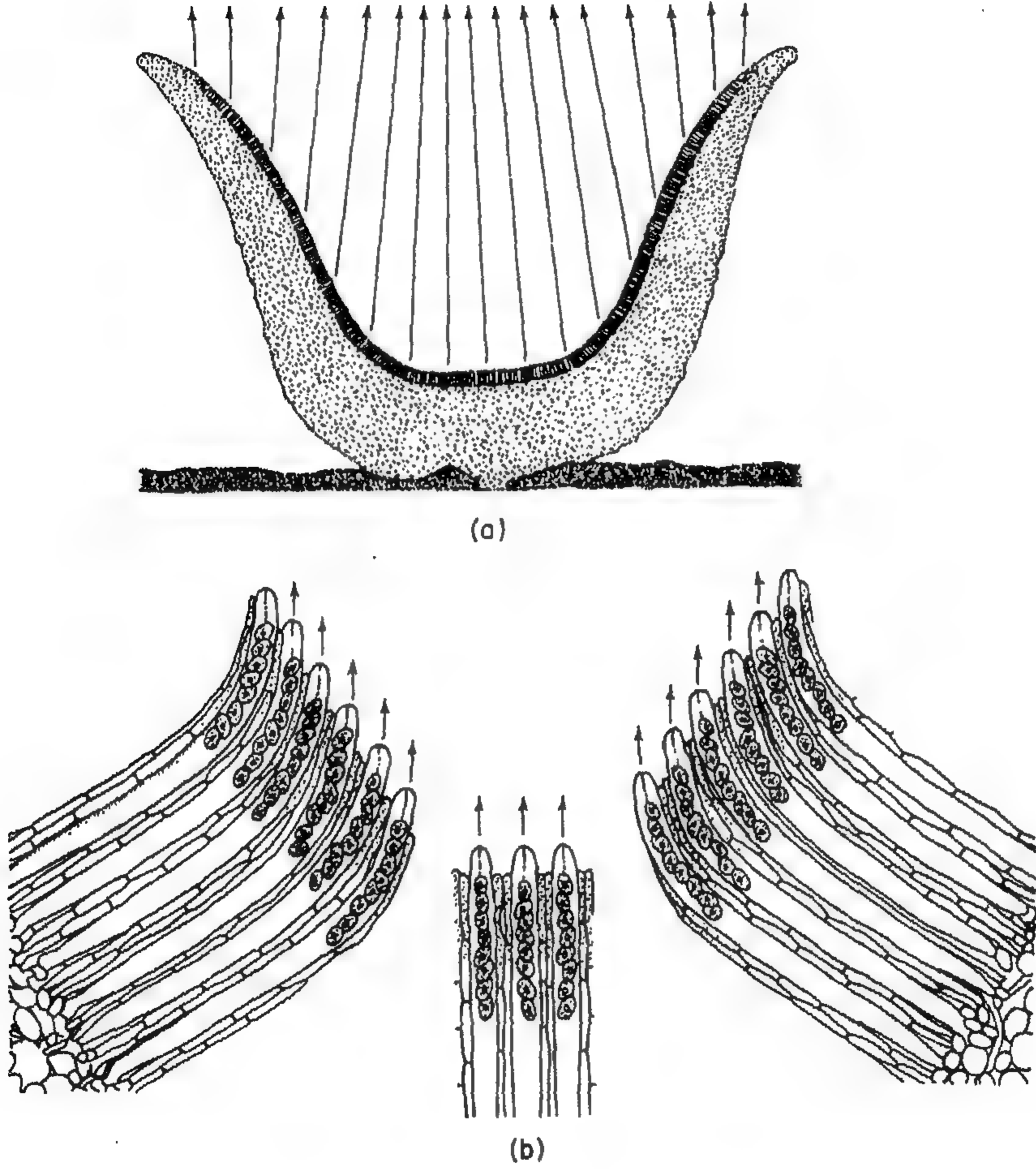
الأجسام الثمرية القرصية Apothecia : إن انطلاق الجراثيم الأسكية من الأجسام الثمرية القرصية يتم بسهولة جدا عنه فى الأجسام الثمرية القارورية لأن جميع الأكياس الأسكية فيه تكون معرضة للخارج . وإذا كان الجسم الثمرى القرصى ذو طبقة خصيبة مسطحة أو مقعرة ، فإن ذلك لن يحول دون انطلاق الجراثيم الأسكية . وعلى أى حال ، فإنه توجد بعض المشاكل المحتملة فى الأجسام الثمرية الكأسية العميقة . ففى مثل هذا الجسم الثمرى القرصى ، تبطن الأكياس الأسكية السطح الداخلى للكأس وبذلك فإن الأكياس الأسكية الموجودة فى الجوانب ستوجه جراثيمها الأسكية تجاه الطبقة الخصيبة المقابلة إذا كان خط الاطلاق مستقيما ، كما نتوقع فى الوضع الطبيعى . ولكن توجد تهيئة خاصة لمثل هذه المشكلة وهى الانتحاء الضوئى الموجب ، الذى يؤدى إلى أن تميل الأكياس



شكل (٦٨) : الفطر *Sordaria fimicola*. المنحنى العلوى : معدل انطلاق الجراثيم من مزرعة نميت فى الظلام عند ٢٠°م ثم وضعت لأيام متبادلة عند ٢٥°م ، ٢٠°م فى الظلام . المنحنيين السفليين : تجربتين فى وقت واحد على مزارع عرضت قليلا للضوء عند ٢٠°م ثم عوملت بتبادل يوم لدرجتى الحرارة ٢٠°م ، ٢٥°م مع تبادل الظلام والضوء (١٠٠٠ «وحدة ضوء نهار» بالفلوروسنت) : فى أحدهما توفرت درجة حرارة عالية نسبيا مع الظلام ، وفى الأخرى درجة حرارة عالية نسبيا مع الضوء . لاحظ فى المنحنيين السفليين تغير معدل انطلاق الجراثيم الذى يصل لأكثر من ١٠٠٠ جرثومة فى الساعة .

الأسكية - كل بمفرده - تجاه مصدر الضوء الأقوى . وبالتالى فإن الأكياس الأسكية ذات الانتحاء الضوئى الموجب فى الأجسام الثمرية القرصية ذات الشكل الكأسى العميق تنحني تجاه الضوء ، وينتج عن ذلك درجات إنتحاء مختلفة فى

الأجزاء المختلفة من الجسم الثمرى (شكل ٦٩) . وهذه توجه الأكياس الأسكية بطريقة تجعل كل كيس يوجه قمته ناحية فراغ مفتوح ، فينتج عن ذلك أن تنطلق الجراثيم الأسكية فى الفضاء الخارجى .



شكل (٦٩) : الانتحاء الضوئى للأكياس الأسكية فى الفطر الأسكى القرصى *Peziza vesiculosa* : (a) اتجاه انطلاق الجراثيم من الجسم الثمرى القرصى . $\times 17$ ؛ (b) إنجناات الأكياس الأسكية المنتحية للضوء من ثلاثة قطاعات بالجسم الثمرى القرصى . $\times 71$.

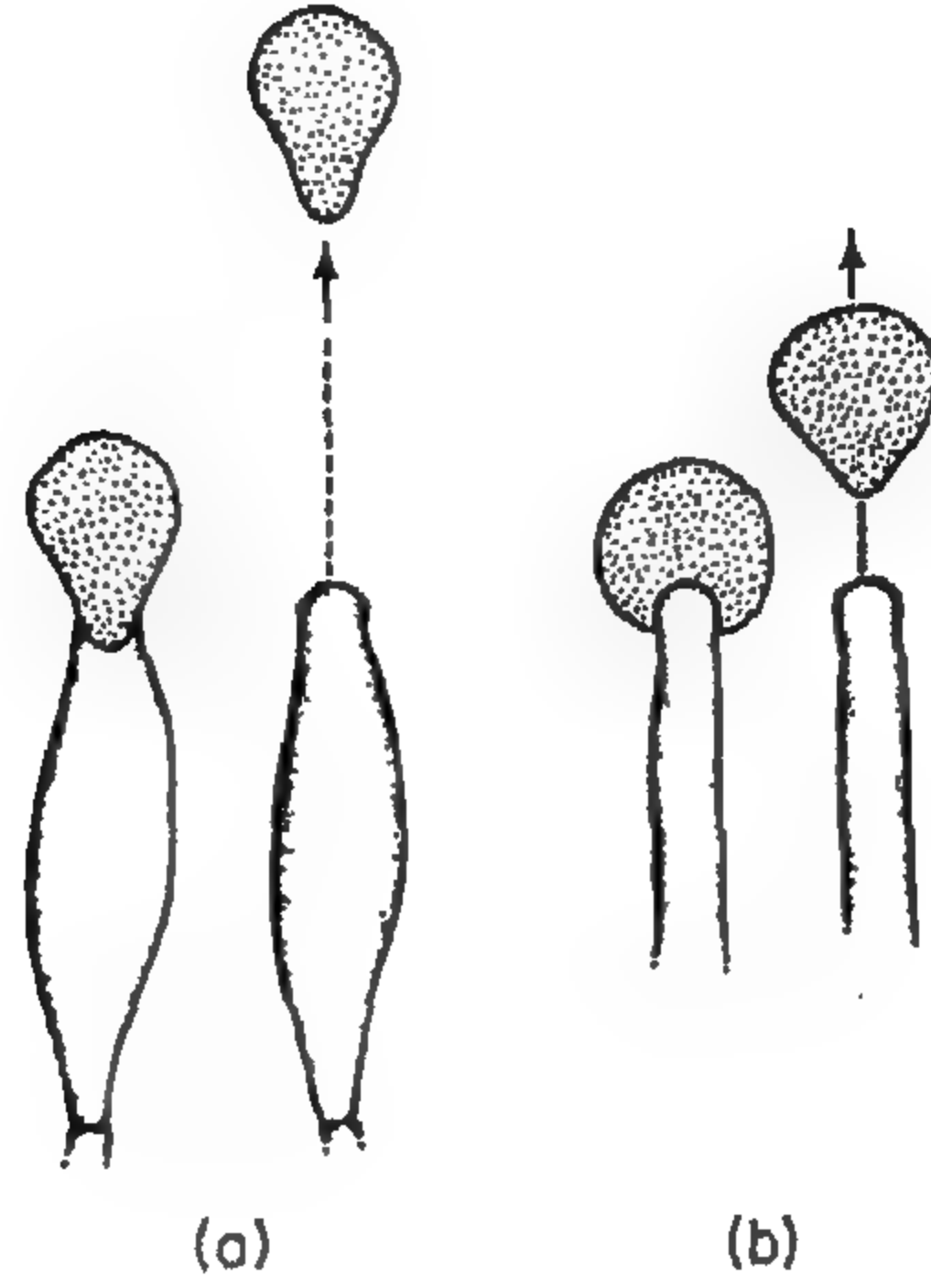
وحيث أن الطبقة الخصيبة بأكملها تكون مكشوفة في الفطريات الأسكية القرصية ، فلا يوجد أى تحديد على عدد الأكياس الأسكية التى يمكنها إطلاق جراثيمها فى وقت واحد (بعكس الطرز السابقة) . وانطلاق الجراثيم الأسكية فى وقت واحد هو أمر شائع الحدوث فى الفطريات الأسكية القرصية ويحدث بصفة خاصة إذا حدث تغير فى الرطوبة أو درجة الحرارة أو إذا لمس جسم ما الجسم الثمرى القرصى . وفى جنس *Ascobolus* ، يمكن أن يستحدث هذا الانطلاق بنقل الجسم الثمرى القرصى من الظلام إلى ضوء نو شدة عالية فى النطاق الأزرق (٤٠٠ - ٤٦٠ نانوميتر) ؛ ومع ذلك ، فإذا حدث امداد بضوء أحمر (أكثر من ٦٠٠ نانوميتر) فى نفس الوقت مع الضوء الأزرق ، فلن يحدث انطلاق للجراثيم (Ingold and Oso, 1968) . والانطلاق فى وقت واحد يمكن أن يرى كنفخة مفاجئة لسحابة جراثيم (شكل ٧٠) كما يحدث صوت هسيس يمكن أن يسمع إذا ما وضع الجسم الثمرى القرصى قريبا من الأذن . ويولد نفخ الجراثيم المفاجئ تيارا هوائيا خفيفا فوق الجسم الثمرى القرصى مما يزيد من التيار الهوائى الطبيعى ويؤدى إلى إنتثار الجراثيم الأسكية . وفى الفطر *Ascobolus viridulus* ، تكون المسافة الزائدة التى تنطلق إليها الجراثيم أثناء النفخ خمسة أضعاف المسافة التى تصلها الجراثيم دون نفخ (Ingold and Oso, 1968) .

ويلائم المطر انطلاق الجراثيم الأسكية فى الفطر الأسكى القرصى *Cookeina sulcipes* . وتكون الأجسام الثمرية القرصية متجهة للضوء بسبب الانتحاء الضوئى الموجب لأكياسها الأسكية . ثم يلتقط الجسم الثمرى القرصى كأسى الشكل قطرات المطر الساقطة ويحتفظ بالماء حتى يمتلئ الكأس . تمتص الأكياس الأسكية الماء ، فتصبح منتفخة ويتولد ضغط مائى استاتيكي . وعند تبخر الماء من



شكل (٧٠) : إطلاق الجراثيم الأسكية بواسطة الأجسام الثمرية القرصية للفطر *Ciboria aestivalis* . استحدث انطلاق سحابة الجراثيم الأسكية عن طريق تغير مفاجئ فى الظروف الجوية المحيطة .

الكأس ، تصبح قمم الأكياس الأسكية فوق سطح الماء جافة ، منتجة ضغطا بخريا سالبا يؤدي إلى بروز قمة الكيس الأسكى أكثر . تجف قمم الأكياس الأسكية فى تتابع كلما انخفض مستوى الماء ، وفى النهاية تحدث نفخة قوية عند ما يتبخر كل الماء (Zoberi, 1973) .



شكل (٧١) : إنطلاق الحافظة الجرثومية بواسطة ميكانيكية التكور فى الفطر *Entomaphthora grylli* ، الفطر *Entomaphthora coronata* .

مضغوطة بقوة داخل الوعاء الأسيدى وتميل لأن تأخذ شكل عديدات الأوجه من ضغط الجراثيم الملاصقة . وعندما تتوفر ظروف رطوبة ، تصبح الخلايا أكثر انتفاخا وتتكور ، فتنتلق الخلايا الطرفية للخارج بقوة .

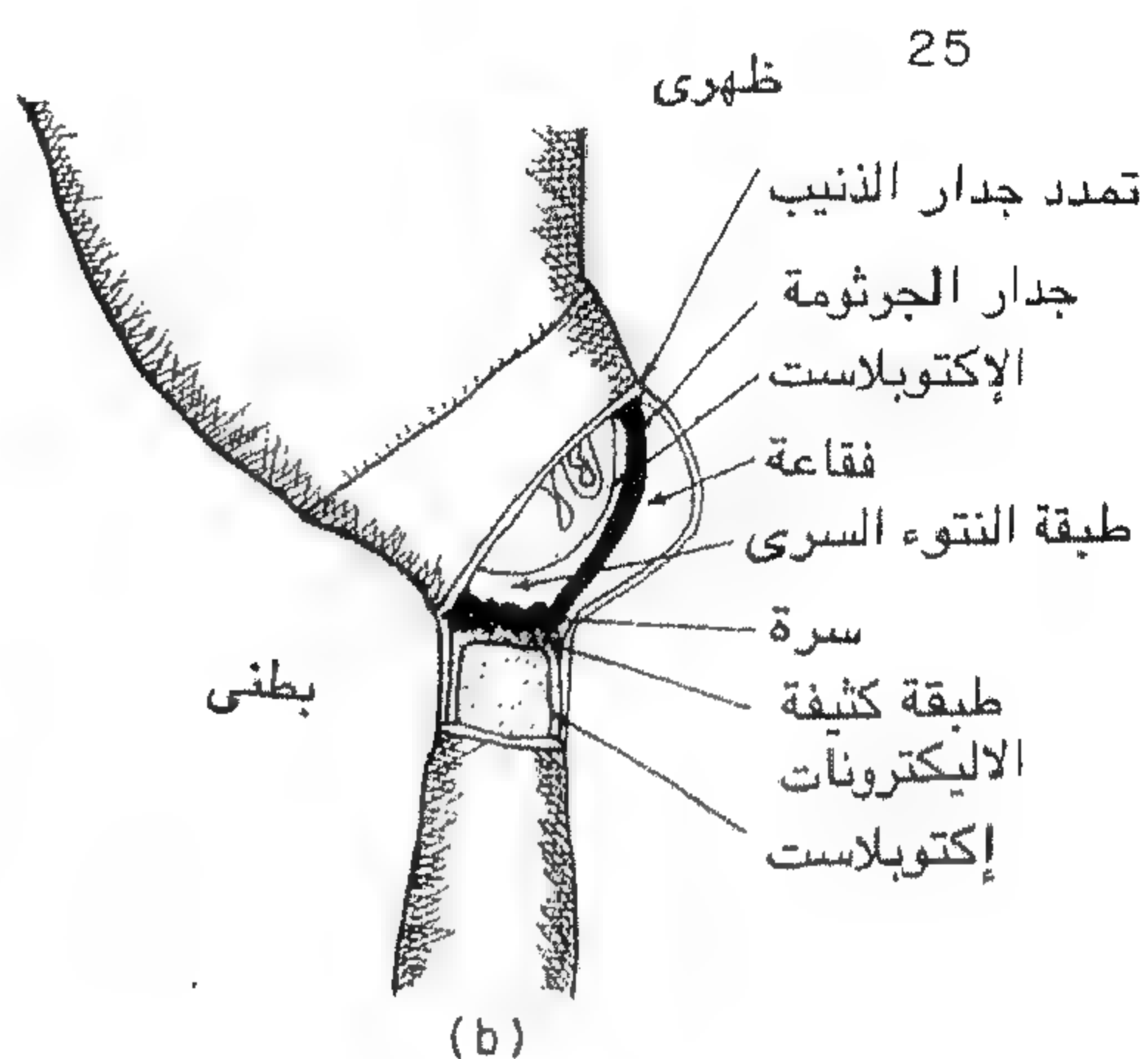
ميكانيكية الفقاعة فى الفطريات البازيدية :

The Bubble Mechanism of the Basidiomycotina

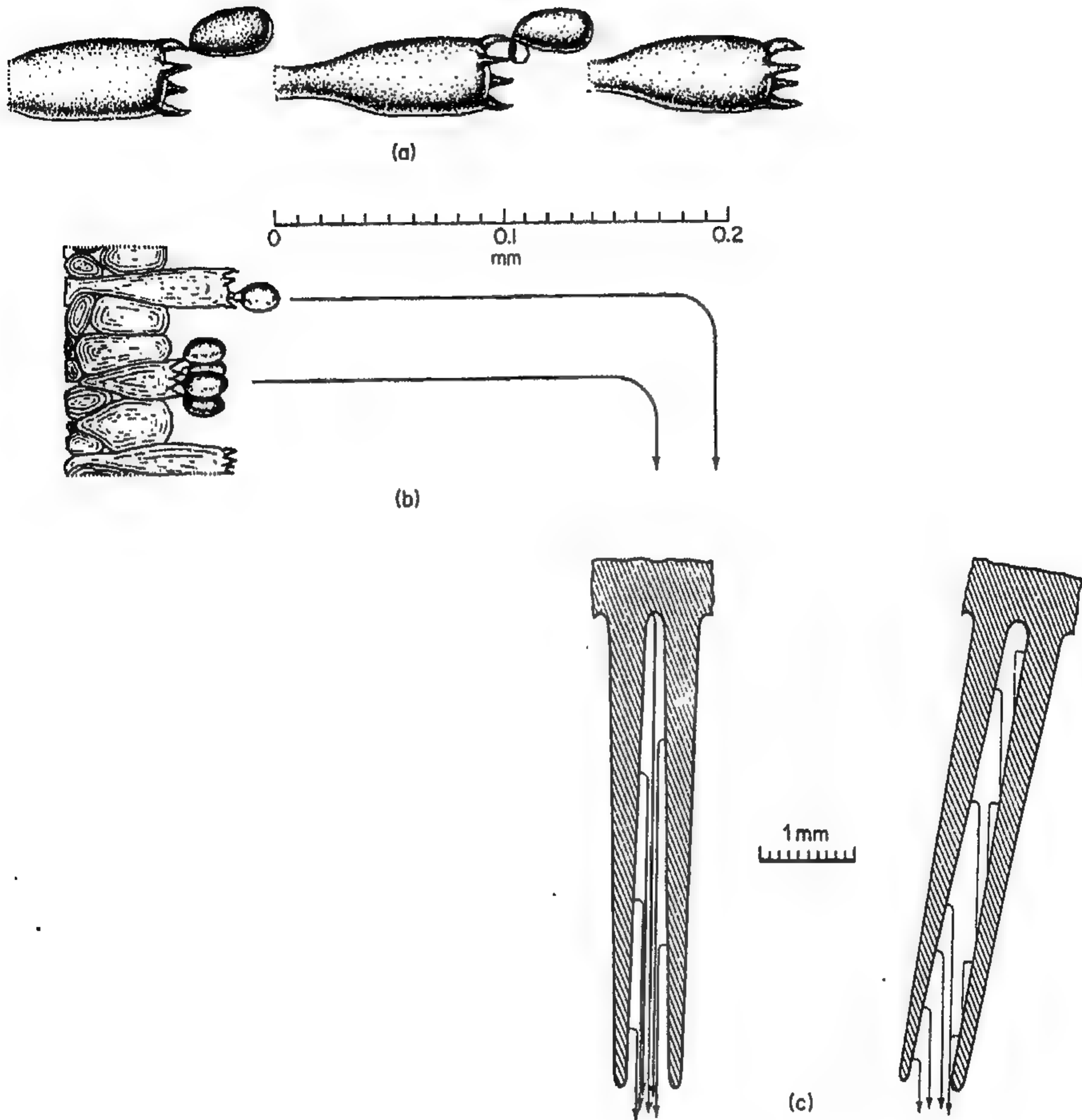
إن الإنطلاق المفاجئ للجراثيم البازيدية يحدث فى غالبية الفطريات البازيدية ، كما يحدث تقريبا فى جميع الفطريات البازيدية الخصبية ، ولكنه لا يوجد فى الفطريات البازيدية المعدية . وقد لوحظ تزامن مميز لانطلاق الجراثيم كاستجابة لدورتى الليل والنهار تحت الظروف الطبيعية فى العديد من الفطريات البازيدية الخصبية (Haard and Karmer, 1970) .

والأوعية البازيدية التى تطلق جراثيمها بقوة تحمل ذنبيات توضع عليها الجراثيم البازيدية عند زاوية ٤٥ درجة تقريبا كما تملك بروزا بشكل الركبة ، «النتوء السرى» (شكل ٧٢) . تبدأ الفقاعة فى التجمع عند النتوء السرى قبل إطلاق الجرثومة بحوالى ٥ - ١٠ ثوان . وتتكون هذه الفقاعة من غاز يتجمع بين طبقات جدار الجرثومة البازيدية ، مسببا تكون فقاعة رقيقة (Ingold and Dann, 1968; Van Niel et al., 1972) . ويتجمع الغاز بعد انفصال الجرثومة البازيدية عن الذنوب بحاجز عرضى ، وتتكون الفقاعة لأن الجدار الخارجى يضعف قبل انفصال الجرثومة عن الذنوب . تنفجر طبقة الجدار المحيطة فجأة ، وتنطلق الجرثومة البازيدية للخارج بقوة ، مدفوعة بواسطة الغاز الهارب الذى ينتج من التحرر المفاجئ للضغط . وقد حسبت قوة الدفع هذه بحوالى ٥ ضغط جوى فى فقاعة يبلغ قطرها ٢ ميكرون (Van Niel et al., 1972) . وتكون الجرثومة البازيدية مصحوبة بقطرة ماء . ورغم أنه لم يثبت ، فإنه قد اقترح أن بعض المحاليل المائية المركزة تتكون فى منطقة السرة . وفى الحال بعد التمزق والتعرض للهواء ، فإن هذه المحاليل تمتص الماء لتكون قطيرة ماء على سطح الجرثومة والتى تصاحب الجرثومة فى طيرانها (Van Niel et al., 1972) .

وتدفع الجراثيم البازيدية إلى مسافة أقل من ١ ملليمتر (Ingold, 1953) ، وهى مسافة قصيرة جدا إذا ما قورنت بالمسافة التى يطلق الكيس الأسكى جراثيمه إليها . وهذه المسافة كافية لتطرد الجرثومة إلى نقطة منتصف الطريق تقريبا للممر الحر بين الطبقات الخصيبة المبطنة للأسنان ، (الصفائح ، أو الأنابيب) وبعد ذلك تغير الجرثومة منهجها وتبدأ السقوط كاستجابة للجاذبية الأرضية (شكل ٧٣) . ويسبب هذا الطريق فى أن تمر الجرثومة فى منحنى محدد (الإنحدار الجرثومى) (Buller, 1909) .



شكل (٧٢) : الجرثومة البازيدية والحبل السرى للفطر *Schizophyllum commune* . صورة بالميكروسكوب الاليكترونى لجرثومة بازيدية متصلة بالذئيب على وعاء بازيدى . $\times 12,000$ تقريبا ؛ (b) رسم تخطيطى يوضح النتوء السرى .

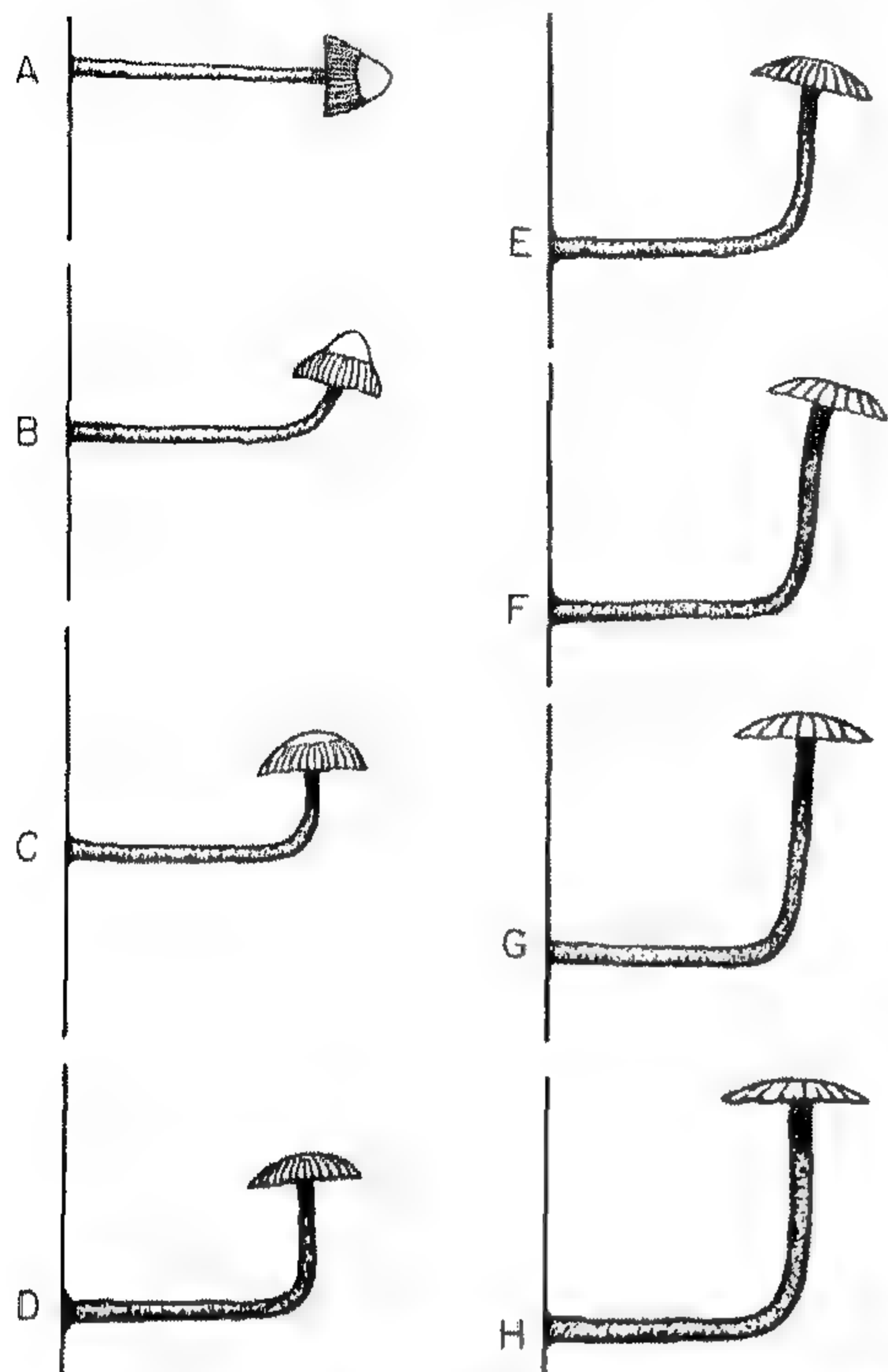


شكل (٧٣) : انطلاق الجرثومة البازيدية : (a) المراحل المتتالية لانطلاق الجرثومة البازيدية . جرثومة بازيدية على ذئب (يسار) ، وتظهر الفقاعة بعد ذلك (وسط) ، كل من الجرثومة البازيدية والفقاعة اختفيا ، تاركتين الوعاء البازيدي خلفهما (يمين) ؛ (b) قطاع في طبقة خصيبة يوضح المسافة النسبية للمسافة الأفقية (الانحدار الجرثومي) والممر الذي يلي انطلاق جرثومة بازيدية ؛ (c) الصفائح (الخياشيم) في وضعها الرأسى الطبيعى والتي تسمح للجراثيم البازيدية بأن تهرب (يسار) ، والخياشيم المائلة والتي تتسبب في إصطياد بعض الجراثيم البازيدية (يمين).

ولكى تكون الميكانيكية فعالة فى انتشار الجراثيم من القلنسوة ، يجب أن يكون حامل الطبقة الخصبية رأسى التوجيه . فإذا ما أطلقت الجرثومة البازيدية أفقيا ، فإنها تكون حرة السقوط خلال الفراغ الحر الضيق بين الطبقات الخصبية حتى تصل إلى الهواء المفتوح ، فتحمل بتيار الهواء وتنتشر . وإذا كان حامل الطبقة الخصبية مائلا ، فإن الجرثومة الساقطة ستحجز على الطبقة الخصبية المجاورة التى تعترض مسارها . والتوجيه الرأسى للطبقة الخصبية يستمر عن طريق الانتحاء الأرضى الموجب لحامل الطبقة الخصبية والانتحاء الأرضى السالب للساق . ويستطيع الساق أن ينمو فى أى اتجاه لكى تظل الصفائح ، الأنابيب ، أو الأسنان على المحور الرأسى المطلوب . فمثلا ، إذا نمت أحد فطريات عيش الغراب على سطح عمودى فإنه ينتج ساقا منحنية بحيث تمسك الصفائح رأسية (شكل ٧٤) . كما أن فطر القلف الذى ينمو على كتلة خشبية يتغير وضعها بالصدفة يعيد توجيه نموه باستمرار (لا يمكن تحديد النتيجة النهائية) (شكل ٧٥) ويعطى أنابيبا رأسية دائما . وبالإضافة إلى الجاذبية الأرضية الموجبة ، فإن الطبقات الخصبية يجب أن يفصلها عن الأرض هواء مفتوح يمكن للجراثيم أن تسقط فيه . ويتم ذلك إما بتكوين ساق يحمل القلنسوة فوق الأرض أو بالنمو على شجرة أو ماشابه ذلك بحيث تؤدي إلى نفس النتيجة . وأكثر من ذلك ، تحمى القلنسوة الطبقة الخصبية من الابتلال بالماء ، والذى سيجعل انطلاق الجراثيم مستحيلا (Ingold, 1971) .

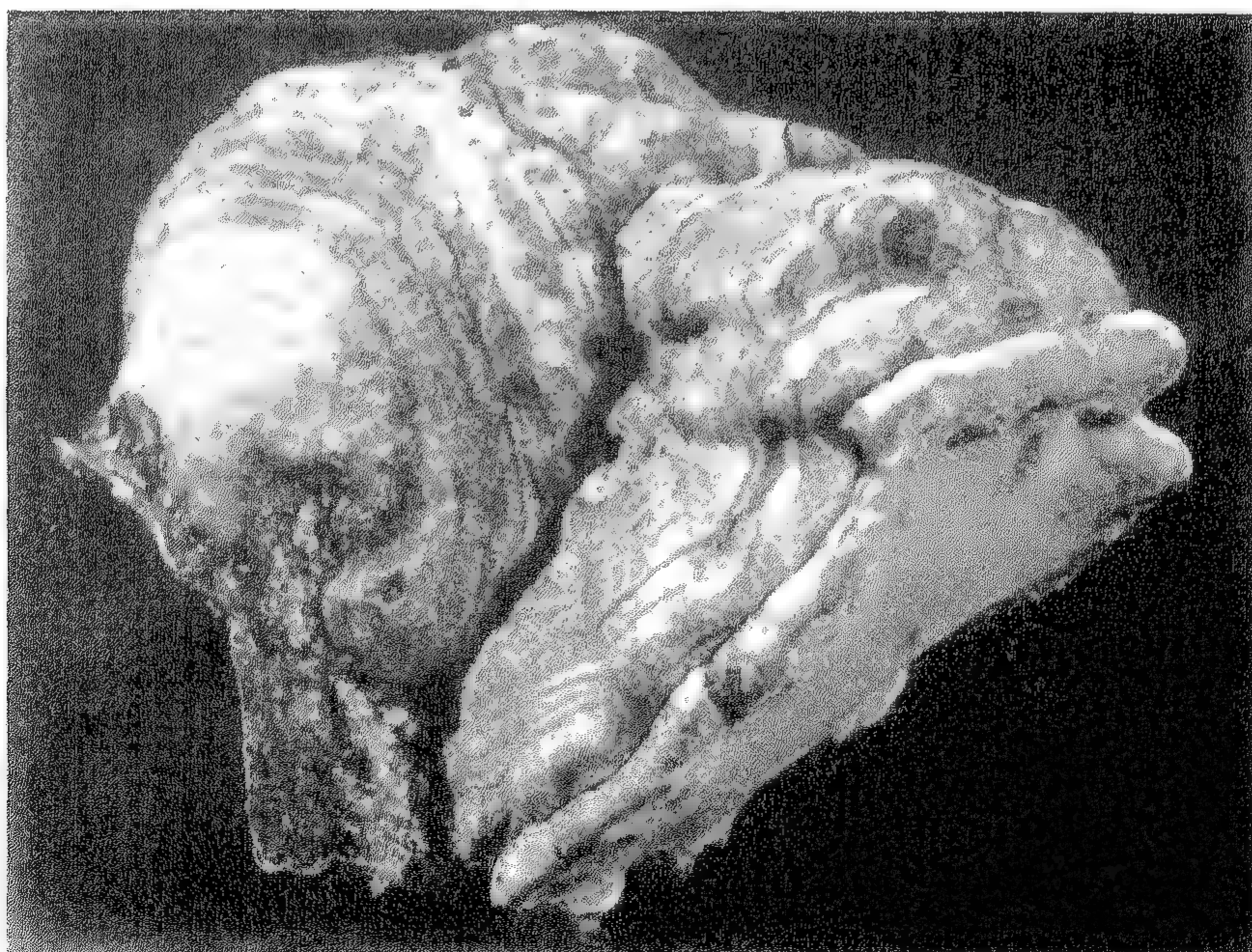
ميكانيكية الانقلاب (من الداخل إلى الخارج) : Eversion Mechanism

إن جنس *Sphaerobolus* هو أحد الفطريات البازيدية المعدية التى توجد بكثرة على الخشب المتعفن أو على روث الحيوانات آكلة العشب ؛ وقطره عادة ١ - ٢



شكل (٧٤) : الالتفاف للانتحاء الأرضي وضبط وضع القلنسوة في الفراغ . ثمرة بازيدية وضعت في الموضع الموضح في (A) ، وبعد ساعتين ونصف أخذت الموضع الموضح في (B) . أما الأوضاع الأخرى فقد أخذت على فترات كل ساعة ، حتى أخذت الثمرة البازيدية في النهاية الموضع الموضح في (H) والذي تكون فيه الخياشيم مدلاه لأسفل .

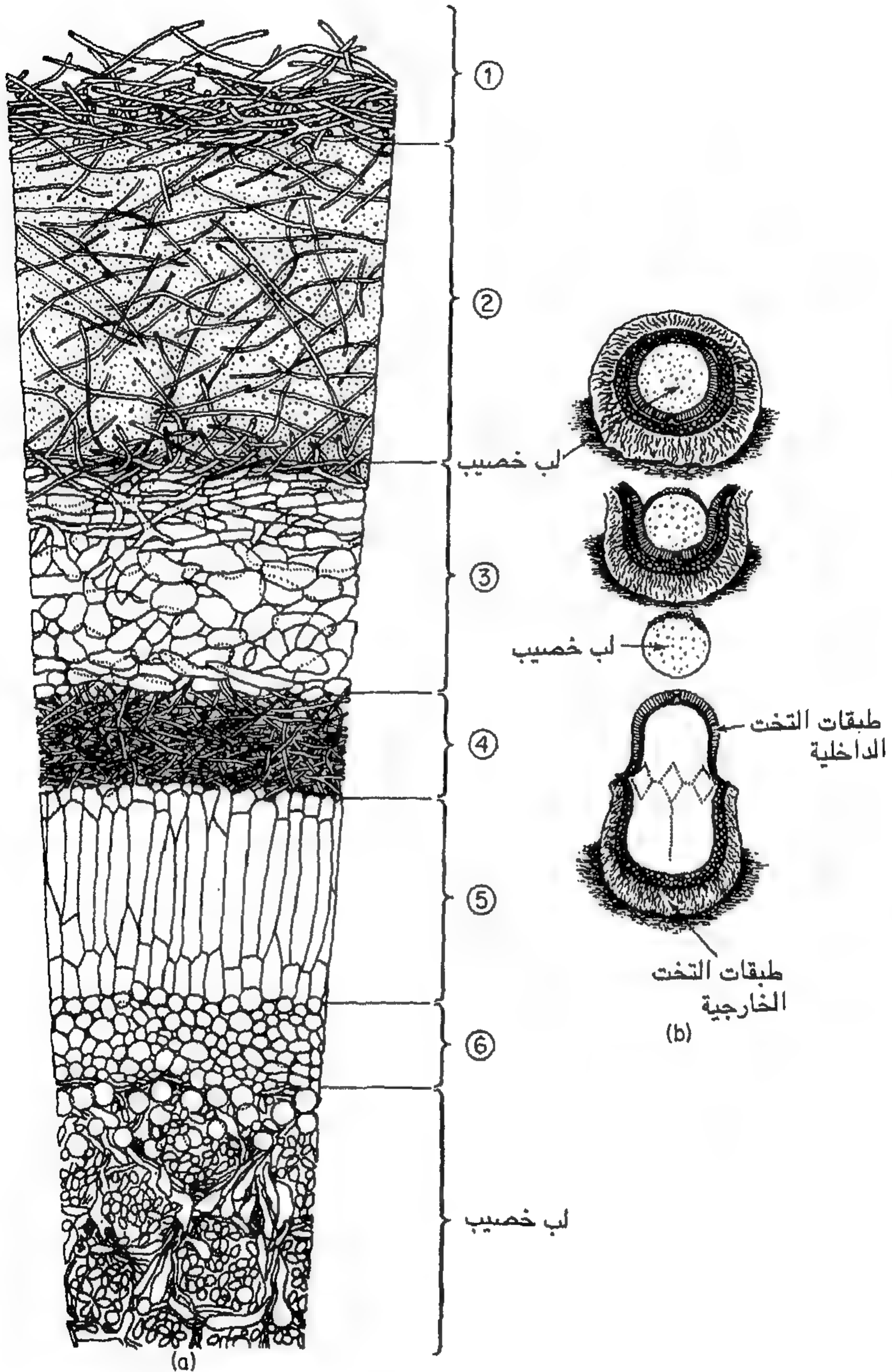
شكل (٧٥) : ثمرة بازيدية لفطر القلف *Ganoderma applanatum* . لقد حركت كتلة الخشب التي نمت عليها هذا الفطر عدة مرات ، وفي كل مرة يوجه النسيج الجديد المتكون نفسه دائما بالطريقة التي تجعل الأنابيب متجهة إلى الأرض حوالي ٧ / ١٨ من الحجم الطبيعي .



مليمتر . وأثناء النصف الأول من نموه ، يكون التعرض للضوء الأزرق مطلوباً ، أما أثناء مرحلة النضج فيكون التعرض للضوء الأحمر مطلوباً . ولا يكون الفطر متأثراً بالضوء فى يوم نموه الأخير . وفى نفس الأثناء تصبح الثمرة البازيدة موجهة للضوء ؛ ويتم التحكم فى هذا الانتحاء الضوئى الموجب بواسطة الضوء الأزرق (Alasodura, 1963; Ingold and Nawaz, 1967; Nawaz, 1967) .

وعند النضج ، ينكشف اللب الخصيب عندما تنشق قمة التخت بصورة نجمية وتنحنى للخلف . وتبرز كتلة اللب الخصيب فجأة بميكانيكية تشبه المنجانيق (شكل ٧٦) ويعرض المحتوى الأعظم للفطر . ويحدث تفتح التخت وبروز اللب الخصيب فى الساعات الأولى من ضوء النهار .

ولتوضيح هذه الميكانيكية بصورة أكمل ، سنناقش الفطر *Sphaerobolus stellatus* . يحاط اللب الخصيب لهذا الفطر بست طبقات جرابية واضحة ، تعتبر الثلاث الداخلية منها ذات أهمية خاصة فى هذه المناقشة (شكل ٧٦) . والطبقة الداخلية جداً منها (٦) والتي تحيط اللب الخصيب هى طبقة رقيقة من الخلايا البارنشيمية الكاذبة ؛ والطبقة الملاصقة لها (٥) هى طبقة عمادية تبنى من خلايا صلبة متشابهة الطرفين ؛ وتحاط الطبقة رقم (٥) بالطبقة رقم (٤) وهى خلايا ليفية . وقبل تفتح التخت مباشرة ، تتحلل طبقة الخلايا البارنشيمية الكاذبة (٦) الملاصقة لللب الخصيب ، فاصلة بذلك اللب الخصيب عن طبقات التخت الخارجية ومكونة بركة مائية تخدم كزيت . كما يتحلل الجزء الخارجى من الطبقة الليفية أيضاً (٤) ، منتجا فراغا بين ما يتبقى من الطبقة ٤ وطبقات التخت الخارجية (١ ، ٢ ، ٣) ولكنه يظل مثبتا بقوة لهذه الطبقات الخارجية للتخت عند أسنان الانشقاق النجمى . بعد ذلك تمتص الخلايا العمادية الموجودة فى الطبقة الخامسة



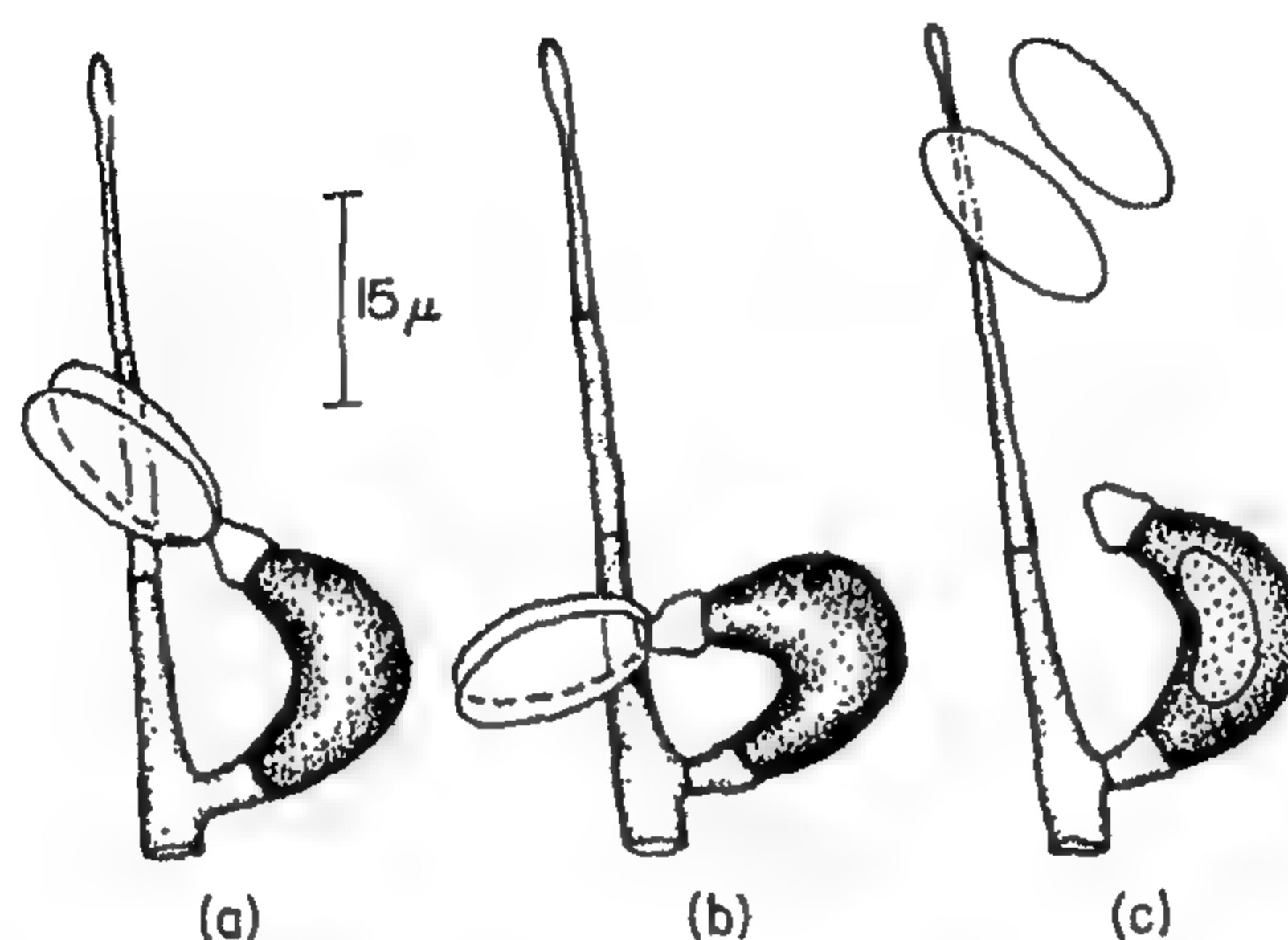
شكل (٧٦) : الفطر *Sphaerobolus stellatus* : (a) تفاصيل طبقات التخت . 63 X : (b) المراحل المتتالية لانطلاق اللب الخصيب من أعلى إلى أسفل . أنظر النص للتوضيحات الإضافية .

الماء المتوفر من التحلل الذى تم وتصبح متزايدة الانتفاخ . وعند هذا الوقت ، يوجد تناقص فى المحتوى الجليكوجينى للخلايا العمدية ، وزيادة فى السكريات الذائبة ، مما يؤدي إلى الزيادة الكبيرة فى التركيز الاسموزى لهذه الخلايا . و بزيادة انتفاخ خلايا الطبقة (٥) ، تميل حافة التخت المتفتحة للخارج كنتيجة للتمدد المستمر لهذه الطبقة المنتفخة . ويظل الجزء العلوى فقط من الطبقة ٥ حر التمدد ، حيث أن الطبقة الليفية (٤) تكون متصلة بالقاعدة فتكون غير مرنة نسبيا . وينشأ ضغط على هذه الطبقات ، وتصل إلى نقطة عندها تتفكك الطبقات فجأة وتنقلب من الداخل إلى الخارج ، وتظل متصلة عند الأسنان بطبقات التخت الثلاث الخارجية الصلبة ، فتلقى بذلك اللب الخصب للخارج بقوة كبيرة . ويكون الانطلاق الفعلى للـب الخصب سريعا جدا لدرجة عدم ملاحظته ، ولكن يمكن حساب القوة الدافعة لأن تكون كبيرة لدرجة تصل إلى ٩٣ متر / ثانية . والمسافة الأفقية التى ينطلق اليها اللب الخصب وجدت كبيرة جدا إذ تصل ٦١ مترا ؛ وهى أكبر مسافة معروفة لإنطلاق أى فطر (Buller, 1931) .

ميكانيكة الماء المشدود (المضغوط) : Tensile Water Mechanism

من الميكانيكات شائعة الحدوث فى الفطريات الخيطية هى تلك التى تعمل عندما تتناقص رطوبة الهواء الجوى . إذ يخلق تبخر الرطوبة الخلوية ضغطا سلبيا داخل الخلية (الجرثومة الكونيدية ، الحامل الكونيدى ، أو كليهما) . فارتباط جزيئات الماء ببعضها والتصاق جزيئات الماء بالجدار الخلوى يسحبان جدار الخلية للداخل ، واضعين هذه الجدر تحت ضغط كبير . وفجأة يحدث تمزق فى الماء المشدود ، ربما لأن الشد أو الالتصاق لا يمكنه الاستمرار أكثر . ويتميز هذا التمزق بالظهور المفاجئ لفقاعة غاز ورجوع الضغط فجأة إلى وضعه

الطبيعى ، مما يسمح للجذر بالعودة ثانية إلى وضعها الأصلي وبذلك تنطلق الجرثومة الكونيدية بعيدا (شكل ٧٧) .



شكل (٧٧) :انطلاق الجرثومة الكونيدية فى الفطر *Zygosporium osceoides* بتمزق الماء المشدود : (a) كونيديات تولدت على انتفاخ منحنى ، وفى وضعها الطبيعى قبل حركتها الأولى ؛ (b) انحناء الانتفاخ كاستجابة للضغط الداخلى السلبي ؛ (c) عودة الانتفاخ المفاجئة إلى وضعه الطبيعى بعد اطلاق الجرثومتين الكونيديتين . وقد ظهرت فقاعة الغاز .

إنتثار الجراثيم : Spore Dispersal

تنتثر الجراثيم سلبيا بواسطة الهواء ، الماء ، والحيوانات أو بنقل عوائلها النباتية . وتعتمد الفطريات على هذه الميكانيكيات فى نقل جراثيمها إلى الأماكن التى تتوفر فيها الظروف الملائمة ولاستمرار بقائها . والانتثار هو شئ مهم لأنه يمكن الفطر من احتلال أوساط أكثر اتساعا .

الانتثار بواسطة الهواء : Dispersal by Air

تتحرر غالبية الجراثيم الفطرية (أو تنزع من تراكيبها ببساطة بالرياح) كما تنتثر بواسطة الهواء . والعينة من الهواء قد تحتوى على كمية كبيرة جدا من الجراثيم تصل إلى ٢٠٠.٠٠٠ جرثومة فطرية لكل متر مكعب ، رغم أن ١٠.٠٠٠

جرثومة / متر مكعب تعتبر ظاهرة عادية جدا (Gregory, 1952) . كما وجدت كذلك أجزاء هيفية فى الهواء . ويتذبذب عدد الجراثيم فى الهواء بحسب الظروف السائدة ويكون كبيرا بصفة خاصة بعد سقوط الأمطار .

وفى بعض الأنواع يتباين جدا عدد الجراثيم التى يمكن جمعها من الهواء بتباين فترات اليوم (مثل الصباح بالمقارنة بفترة بعد الظهر) . وقد تكون هذه المرحلة كاستجابة لايقاع الظروف البيئية . فمثلا تكون الرياح أكثر شدة أو أقوى قرب الظهيرة عنها فى أوقات اليوم الأخرى ، والتى ستنزع بالتالى عددا أكبر من الجراثيم الناضجة . كما تستجيب بعض الفطريات لدورتى الاضاءة والاضلام ، وبذلك قد تتبع جراثيمها هذه الفترة فى النضج . والجراثيم اليوريدية لأصداً عديدة تنضج أثناء النهار . ولهذا فإنه عند منتصف النهار ووقتما تكون الرياح فى أقصى درجاتها ، فإنه سيوجد عدد كبير استثنائى من الجراثيم اليوريدية فى الهواء . وبالمقارنة ، فإن انطلاق الجراثيم الأسيدية يميل لأن يكون أثناء الليل ذلك لأن الرطوبة النسبية العالية تلائم بناء الانتفاخ اللازم لانطلاقها . أى أن أعداد الجراثيم فى الهواء فى وقت خاص قد يتأثر باستجابة الفطر نفسه لدورتى الضوء والاضلام (Ingold, 1971) أو بالرطوبة النسبية . وكمثال للحالة الأخيرة ، يطلق الفطر *Drechslera turcica* جراثيمه فى الصباح عندما تتولد الرطوبة النسبية العالية عن طريق تبخر الندى . وقد قاس Leach (1976) تغيرات كبيرة فى فرق الجهد فى الجزء المصاب من ورقة الذرة والتى نتجت عن تغير الرطوبة النسبية كما أنها كانت مرتبطة بانطلاق الجراثيم . وهو يقترح أن الحوامل الكونيدية والكونيديات تصبح مشحونة بمثل الشحنة الكهربائية أثناء الفترات عالية الرطوبة النسبية ، فتخلق بذلك تناغرا كهربائيا استاتيكيًا بين الكونيديات والحوامل

الكونيدية وينتج عن ذلك انطلاق الجراثيم عندما تتناقص الرطوبة بين الكونيديات والحوامل الكونيدية وينتج عن ذلك انطلاق الجراثيم عندما تتناقص الرطوبة النسبية .

ويمكن أن يقدر عدد ونوع الجراثيم الموجودة فى الهواء بواسطة جهاز مثل مصيدة السحب الحجمى الأوتوماتيكية لـ Hirst ، والتي من خلالها يدخل حجم معلوم من الهواء ويوجه إلى شريحة جعلت صمغية بواسطة الجليسرول أو الجيلاتين البترولى . تصبح الجراثيم بذلك ملتصقة على الشريحة ويمكن حساب عددها باستخدام الميكروسكوب . وتتضمن الطرق الأبسط الآتية :

١ - تعريض شريحة صمغية مماثلة للهواء (ربما لمدة ٢٤ ساعة) ، يمكن بعدها فحص الجراثيم ،

٢ - تعريض طبق بترى يحتوى على بيئة غذائية للهواء ، والتي ستسمح لبعض الجراثيم الملتصقة بأن تنبت على البيئة .

ومن عيوب هذه الطرق أنها تقيس الجراثيم الساقطة فقط وليس العدد الدقيق لجراثيم الهواء الكلية . ومن عيوب الطريقة الثانية والمستخدمه البيئة الغذائية أنه ليست جميع الجراثيم ستنتبت على أى بيئة فردية واحدة ، وأن هذه الجراثيم النابتة بالفعل هى التى يحسب عددها .

وفى الهواء الساكن تماما ، ستسقط الجرثومة بفعل الجاذبية الأرضية . ويمكن حساب معدل الترسيب لسقوط الجرثومة باستخدام قانون Stoke ، الذى

يصف معدل سقوط كرة صغيرة فى سائل لزج* . (ومن أجل هذا الحساب ، يفترض أن كثافة الجرثومة تساوى تقريبا كثافة الماء) . ويتراوح معدل ترسيب جراثيم الفطر بين ٠.٣- إلى ٢٧٨ سم / ثانية تقريبا وتكون مع الحجم العادى حوالى ١٠ سم / ثانية . ويلاحظ أن عدم انتظام الجرثومة وكذلك خشونة سطحها سوف يؤثران على معدل تساقطها (Gregory, 1973) .

ورغم أن معدل تساقط الجرثومة فى الهواء الساكن يمكن حسابها ، إلا أن الهواء الساكن حقيقة لا يمكن وجوده فى الطبيعة . وتوجد طبقة رقيقة جدا وميكروسكوبية من الهواء الساكن عند سطح الأرض ، ولكن فوق هذه الطبقة مباشرة توجد الطبقة الصفيحية من الهواء . والطبقة الصفيحية هى أكثر الطبقات انخفاضا من الهواء المتحرك ، ويتحرك الهواء موازيا للسطح الأقرب . وسمك الطبقة الصفيحية يكون عادة حوالى ١ ملليمتر ولكنه يتغير بحسب سرعة الرياح وخشونة السطح الملاصق . فهى رقيقة فى سرعات الرياح العالية وأكثر سمكا تحت الظروف الهادئة . وتوجد الطبقة الهائجة فوق الطبقة الصفيحية ، حيث مرور الهواء فيها يكون معقدا ، كنتيجة لكل من الرياح والتيارات العكسية المحلية . ويمكن للشخص ملاحظة الهياج بمشاهدة دخان النار أو المدخنة . ويزداد سمك الطبقة الهائجة بازدياد الرياح .

$$gr^2 \cdot \frac{P - \delta}{\mu} \cdot \frac{2}{9} + V^*$$

V = السرعة الطرفية (سرعة الترسيب) ، سنتيمتر / ثانية

δ = كثافة الكرة بالجرام / سم^٣ (الماء = ١.٠) وهو يساوى الجرثومة تقريبا .

P = كثافة الوسط (الهواء = ١.٢٧ × ١٠^{-٣} جم / سم^٣) .

g = عجلة الجاذبية الأرضية (٩٨١ سم / ثانية^٢) .

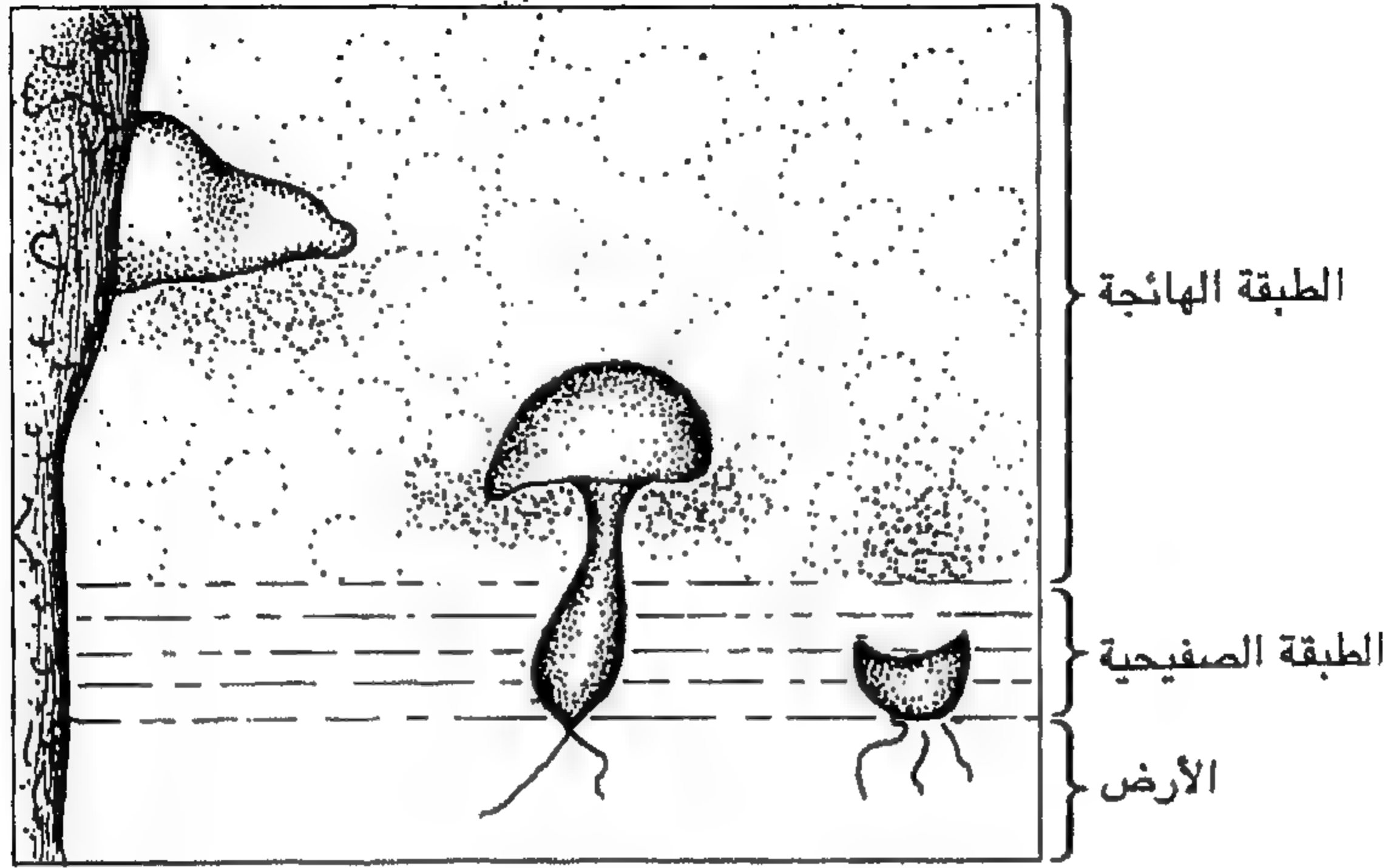
μ = لزوجة الوسط (الهواء عند ١٨°م = ١.٨ × ١٠^{-٤} جم / سم^٢) .

r = نصف قطر الكرة بالسنتيمتر .

إن المعدل الفعلى لترسيب الجراثيم ، والمسار الذى ستسلكه ، يقدران بسرعتها كاستجابة للجاذبية الأرضية (قانون Stoke) وكذلك اتجاه ومعدل هبوب الرياح . والجرثومة فى الطبقة الصفيحية تسقط بفعل الجاذبية الأرضية ، ولكن مسارها يتحدد بواسطة كل من سرعتها ومعدل حركة الهواء الصفيحي . وجروثومة فى الطبقة الهائجة يحتمل أن تحمل سواء لأعلى أو جانبا بواسطة تيارات الهواء ويمكن أن تبقى فى الطبقة الهائجة لمدى غير محدد . فطيران جرثومة فى الطبقة الهائجة قد يستغرق ساعات ، أيام أو حتى أعوام ، والمسافة التى تسافر إليها يمكن تكون عشرات أو مئات الأميال .

وقد اقترح أن الجرثومة التى تنتثر لمسافات بعيدة ، قد أطلقت مباشرة إلى الطبقة الهائجة وليس إلى الطبقة الصفيحية . وهذه الفطريات التى أصبحت مهياة للانتقال بالهواء عن طريق جراثيمها لها ميكانيكات بحيث تحرر جراثيمها مباشرة فى الطبقة الهائجة . ويمكن مشاهدة ذلك فى الفطريات الأسكية القرصية التى تطرد جراثيمها بقوة تشبه إطلاق الرصاص فتنفذ من الطبقة الصفيحية إلى الطبقة الهائجة وكذلك فى الفطريات البازيدية التى تكون طبقاتها الخصبية فوق الأرض بمسافة كافية بحيث تسقط الجراثيم مباشرة إلى الطبقة الهائجة (شكل ٧٨) .

وينتهى نشر الهواء للجراثيم بالتريسيب ، أو هبوط الجراثيم ، على طبقة تحتية قد تكون أو لاتكون مناسبة لانباتها . ويحدث تريسيب الجراثيم (١) بتعلق الجرثومة على سطح يعترضها (مثل نصل ورقة عشب) والتى تعترض انسياب الهواء ، (٢) بالتريسيب من الهواء كاستجابة للجاذبية الأرضية ، (٣) بغسيل ما فى الهواء بواسطة المطر أو الثلج ، (٤) بالتريسيب الكهروستاتيكي ، والذى يحدث إذا لاقت جرثومة تحمل شحنة صغيرة (سالبة أو موجبة) طبقة تحتية تحمل



شكل (٧٨) : إطلاق الجراثيم لاثنين من الفطريات البازيدية الخصيبة وأحد الفطريات الأسكية القرصية مباشرة إلى طبقة الهواء الهائية .

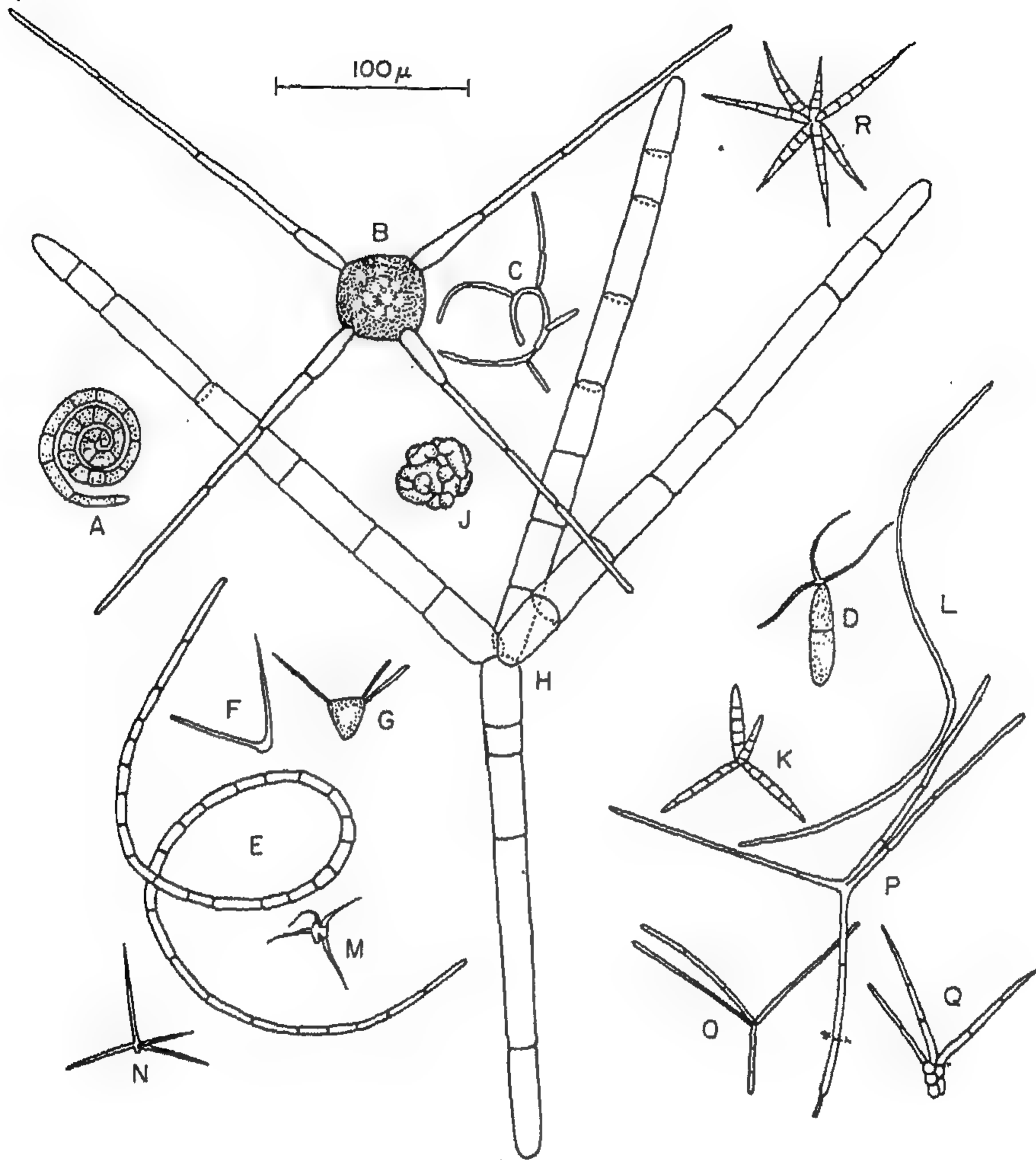
شحنة مضادة ، أو (٥) بتبادل الطبقة - الرابطة حيث تمر الجراثيم من الطبقة الهائية إلى الطبقة الصفيحية ، وأثناء ذلك تترسب . وترسب الجراثيم يعتبر عملية غير فعالة نسبيا حيث أنها عشوائية . ولذلك فإن هناك فقد كبير في الجراثيم .

الانتشار بواسطة الماء : Dispersal by Water

تشمل الفطريات المائية تلك التي تكون جراثيما هدية ، مثل الكيتريدات ، تابعاتها ، والفطريات البيضية . وأقل من ٢ ٪ من الفطريات عرف أنها مائية (Ingold, 1975) . وتسبح الجراثيم الهدية لهذه الفطريات بضعف وعشوائية في المنطقة كما أنها أيضا تحمل بواسطة تيارات الماء القوية أو بآى حركة للماء . والانتقال السلبي بواسطة تيارات الماء هو ولا شك هام جدا في انتشار هذه الفطريات عما تملكه نفسها من حركة محلية محدودة .

وطراز ثان من الفطريات المائية هي تلك التي لا تنتج طورا هديبا سابحا ، وهي تشمل أنواعا عديدة من الفطريات الديتيرية الخيطية التي تنمو على الأوراق والمخلفات عند قاع ينبوع جيد التهوية يتحرك الماء فيه برفق . وتنتج غالبية هذه الفطريات جراثيما رباعية الأذرع (tetra radiate) (شكل ٧٩) ، والتي يمكن جمعها بغزارة في الفقاعات التي تتجمع خلف العوائق في ينبوع ، خاصة في أواخر الخريف أو في الشتاء . وتنتقل الجراثيم في تيارات الماء المتحركة ببطء . وفيما يتعلق بالجراثيم التي تنتقل مع الماء ، نصل إلى مشكلة توقفها على طبقة تحتية ، ويفترض أن الشكل غير المنتظم للجرثومة رباعية الأذرع يمكنها من أن تتعلق أو تثبت نفسها على طبقة تحتية بسهولة أكثر من الجراثيم المستديرة . وقد ثبت بالتجربة أن الجرثومة رباعية الأذرع تمسك بكفاءة أكثر على سطح مستوى عن الجراثيم المستديرة ، مما يؤكد هذا افتراض . ومثل هذه الجرثومة تتصل بالسطح عند ثلاث نقط ، مثل ثلاثية الأرجل ، مما يعطى ثباتا للاتصال (أكثر بكثير من الاتصال في نقطة واحدة) . وأكثر من ذلك ، فإن الجرثومة المتشعبة يمكن اصطيادها في الفقاعات الهوائية أفضل من الجراثيم غير المتفرعة ، وهذا يلائم اصطياذ الجراثيم المتفرعة في الفقاعات التي تنقلها من التيار بطيء الجريان (Iqbal and Webster, 1973) . ورغم أن غالبية الجراثيم رباعية الأذرع تنتجها الفطريات الخيطية ، فإن القليل منها ينتج بواسطة الفطريات البازيدية . ويقترح Ingold (1975) أن هذا يشكل تحورا مورفولوجيا تم التوصل اليه بالتطور .

وتنتشر جراثيم كثير من الفطريات الأرضية بواسطة الماء ، حتى ولو لم تنهي الفطريات أساسا لانتثار جراثيمها بالماء . ويمكن أن توجد مثل هذه الحالة عندما تفرغ قطرات المطر تركيبا يحمل الجراثيم وتغسله ، حاملة الجراثيم في قطرات



شكل (٧٩) : الجراثيم المجموعة من عينة فقاعة فردية أسفل المساقط في نهر . الجراثيم B ، H ، K ،
 Q ، P ، O ، N ، M رباعية الأذرع .

الرذاذ (كما شاهدنا فى الفطريات الهلامية) . وهذه تعطى وسيلة فعالة فى الانتثار حيث أن قطرة الماء ذات ٥ ملليمتر قطر (حجم أكبر قطره مطر) الساقطة من إرتفاع ٧ر٤ سم يمكن أن تنتج أكثر من ٥٠٠٠ قطيرة رذاذ تسافر لمسافة ٢٠ سم فى المتوسط (Gregory et al., 1959) . والماء الجارى الذى يمر من منطقة إلى أخرى يحمل الجراثيم معه . وهذا يحدث عندما يمر ماء المطر بجسم يعترضه حاملا الفطريات ، مثل شجرة ، مرور الماء خلال التربة ؛ وفيضان الماء فى البحيرات والأنهار فوق ضفافها الجافة العادية .

الانتثار بواسطة الحيوانات : Dispersal by Animals

جميع أنواع الحيوانات ، بما فيها الانسان ، هى عادة عوامل هامة لانتثار الجراثيم . والحيوان قد يتصل بالصدفة مع جراثيم فطر بالاحتكاك بالنباتات أو بطبقة تحتية أخرى تحمل الفطريات ويجمع بهذه الطريقة الجراثيم على جلده ، شعره ، مخالبه ، أو ملابسه . ويكتمل الانتثار عندما تسقط الجراثيم من فوق جسمه مرة أخرى . وفى حصر لستة وثلاثين طائرا أسقطت بينما كانت تستريح على أشجار القسطل (أبوفروة) ثبت أن ١٩ منها كانت تحمل جراثيم فطر لفحة القسطل ، *Endothia parasitica* (Heald and Studhalter, 1917) . ورغم أن الحيوان قد يتغذى على أعشاب تحمل جراثيم الفطر أو يستهلك ثمرة جرثومية غضة ، وأن الجراثيم بذلك تمر خلال قنوات الهضمية ، فإنها أحيانا لاتضار ويمكنها الانبات عند إخراجها . وقد أجرى Talbot (1952) حصر لـ ٧٢ حيوانا صغيرا (مثل قمل الخشب ، الحلم ، اليرقات ، مئويات الأرجل ، القواقع ، نطاطات الذيل ، والديدان) ووجد أن جزءا كبيرا من محتويات القناة الهضمية والشرجية كانت من أصل فطرى وأن حيوانا واحدا فقط لم يحتو على جراثيم

فطرية ؛ وكثير من الجراثيم كانت حية . وفى دراسة ؛ أخذ حذاء مسافر بالطائرة ونفض ما عليه وخطط على آجار مغذى ، فأنتج ٦٥ نوعا من الفطريات (Baker, 1966) .

وفى الحقيقة فإن جرثومة أى فطر يمكنها أن تنتقل بواسطة حيوان إذا التقطها الحيوان على جسمه أو التقمها بفمه . والأهمية النسبية لهذا الطراز من الانتثار تتوقف على المسافة التى يمضيها الحيوان ، حيوية الجراثيم تحت الظروف المحمولة فيها ، ومدى تعلق الفطر بالحيوان لنشره مقارنة بالانتثار بالهواء أو بالماء .

وتعتمد فطريات كثيرة على الانتثار كلية بواسطة الحيوانات وهى تستعمل عددا من الجيل لتؤكد انتقالها بالحيوانات . وهذا يزيد كفاءة الانتشار ويقلل فقد الجراثيم . وتشمل الأمثلة على ذلك ما يلى :

١ - احتلال البيئة المناسبة **Occupation of a mutual habitat** : إن خنافس القلف المتغذية على اللحاء من صنف سكوليتيدي *Scolytidae* تحفر أنفاقا للحضانة تحت القلف ، حيث تضع البيض وتنمو فيها اليرقات (شكل ٨٠) . والفطريات التى تتغذى على القلف مثل أنواع من جنس *Ceratocystis* (التي تسبب تلون الخشب باللون الأزرق) والخمائر تحتل أنفاق الحضانة هذه . وتتغذى خنافس القلف على نفس المادة النباتية التى تتغذى عليها الفطريات كما تتغذى أيضا على هذه الفطريات ؛ وبذلك فلا يمكن الهروب من أن تلتصق الجراثيم اللزجة لهذه الفطريات بسطح الخنافس . وتهاجر الخنافس إلى طبقة تحتية جديدة ، حاملة معها الجراثيم ، وتجهز نفقا جديدا حيث تتبعثر به الجراثيم أو تخرج مع البراز وتظل حية . ولا تؤدى هذه العملية إلى انتشار الفطر فقط ولكنها تؤدى أيضا إلى حقنة مباشرة فى الطبقة التحتية الملائمة . وهذا ما يقلل كثيرا

٢ - الرائحة الجاذبة للحيوانات **Odor attracting animals** : يوجد مثال خاص آخر فى القرون النتنة (الفالالات) التى تنتج رائحة رديئة من اللب الخصيب اللزج الذى يحوى الجراثيم البازيدية . والذباب (خاصة الذبابة المنزلية وذباب الزجاجة الخضراء) وكذلك القواقع تزور الثمار البازيدية ، تتغذى على السائل ذو الرائحة الرديئة ، ثم تغادر ، حاملة الجراثيم البازيدية على أجسامها من الخارج .

ويمكن أن توجد ظاهرة مماثلة فى فطريات الأصداء التى تنتج جراثيمها المذكرة ، الجراثيم البكنية ، فى الأوعية البكنية . وتطرد الأوعية البكنية للخارج سائلا سكريا ، والذي يجذب الذباب . يتغذى الذباب على السائل ، يجمع جراثيما بكنية ، وفى زيارته التالية لوعاء بكنى آخر ، يترك خلفه الجراثيم البكنية التى جمعها . وهذه هى الطريقة التى يحدث بها الاخصاب المتعامد فى الأصداء ، وقد اكتشفت الطبيعة الجنسية للأوعية البكنية فقط بعد أن لاحظ Craigie (1927) الزيارات المنتظمة للذباب ؛ وأصبح بذلك معدا لانجاز دراسات التلقيح الخلطى .

والفطريات التحت أرضية مثل جنس *Endogone* وأفراد من التيوبيرالات والفطريات البازيدية المعدية تنتج رائحة تجذب الحيوانات (خاصة القارضات) التى تحفر بحثا عن الثمار الجرثومية ، تستهلكها ، وفى النهاية تترك روثها المحتوى على الجراثيم . وجراثيم الفطر *Endogone* يمكن أن تظهر بانتظام بالقنوات الهضمية للقارضات التى تغذت على الثمار الجرثومية (Dowding, 1955) .

٣ - إطلاق الجراثيم على عشب صالح للتغذية **Ejection of spores onto edible vegetation** : إن فطريات الروث يجب أن تجد الروث كبيئة ملائمة

لتجرتها ، ولهذا السبب ، فإن كلا من انتشارها ومراحل حياتها التالية تعتمد على وضع جراثيمها على عشب يكون طعاما ملائما لحيوان من آكلات العشب . وبفرض أن الجرثومة قد التهمت مع العشب الذى يحملها ، فإنها ستمر خلال القناة الهضمية حيث يتم تنشيطها ثم توضع مع الروث بعد ذلك حيث يمكنها النمو والتجثر مرة أخرى .

وتشمل التكيفات التى تساعد على تأكيد إنطلاق الجراثيم على العشب الانتحاء الضوئى (نوقش مع جنس *Pilobolus* ولكنه يحدث أيضا فى الفطريات الأسكية *Sordaria spp.* ، *Saccobolus spp.* ، *Dasyobolus immersus* ، وميكانيكيات الاطلاق بقوة التى تلقى بالجسيم لمسافة بعيدة (كما رأينا فى فطريات الروث *Basidiobolus ranarum* ، *Sphaerobolus spp.* ، فطريات عش الطائر ، *Pilobolus spp.*) . وبالإضافة لما سبق ، فإن فطريات الروث غالبا ذات أجسام كبيرة (حافضة جرثومية كبيرة ، لب خصيب ، تخت ، أو أن جميع الجراثيم الأسكية الثمان تلتصق سويا بمادة لزجة) مما يجعل المسافة التى تلقى إليها تكون كبيرة نسبيا (تذكر أن $Kr^2 = d$) . وهذه الفطريات الأسكية التى تلقى جراثيمها لأبعد مسافات هى الأنواع الروثية التى تلتصق فيها الجراثيم الأسكية مع بعضها (٢٥ سم فى الفطر *Sordaria curvula* ، ٦٠ سم فى الفطر *Dasyobolus immersus* (Ingold, 1953) .

كمون الجراثيم : Spore Dormancy

قد تكون بعض الجراثيم ناضجة وقابلة للانبات فى الحال فور وضعها فى الظروف البيئية الملائمة . ومع ذلك ، فكثير من الجراثيم تدخل فى طور كمون يختلف فى طوله الذى تظل أثناءه غير نشطة ، ويحدث الانبات فقط عند كسر هذا الكمون . وتختلف أهمية الكمون للفطريات المختلفة كما تتحكم فيه عوامل مختلفة.

والكمون قد يكون داخليا بفعل التحكم الداخلى للجرثومة . وقد يكون هذا الكمون هو فترة راحة إجبارية والتي تكمل الجرثومة نضجها أثناءها ، أو قد يحدث فى الجراثيم الناضجة بالفعل .

وإذا وضعت الجراثيم فى ظروف بيئية غير ملائمة للانبات ونمو الثالوس ، فإن بعض الجراثيم تموت فى حين تدخل الأخرى فى كمون يحفظ الجرثومة لفترة حتى تتحسن الظروف البيئية وتمتد بحث يمكن للطور الخضرى أن يبقى . وهذا الطراز من السكون ذو طبيعة خارجية ويكون التحكم فيه لعوامل خارجية (Sussman, 1966 a, 1966 b; Sussman and Halvorson, 1966).

الكمون الداخلى : Constitutive Dormancy

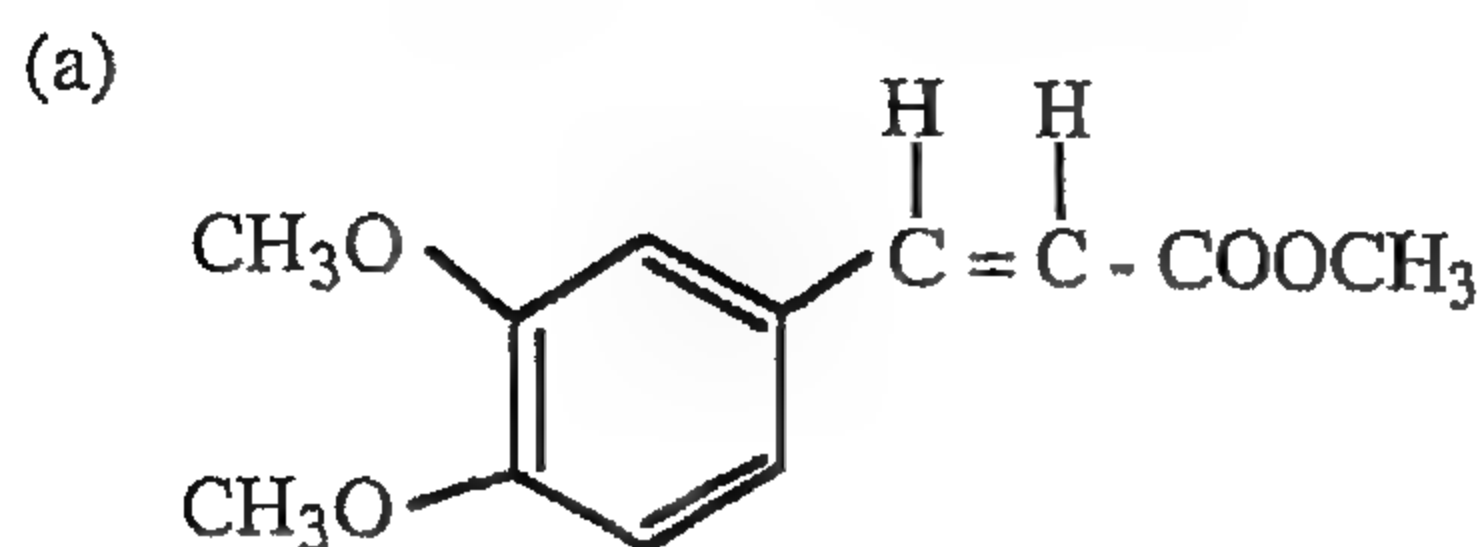
قد يكون الكمون الداخلى تحت تحكم مثبطات ذاتية أو أيض الجرثومة الداخلى .

المثبطات الذاتية : Self-Inhibitors

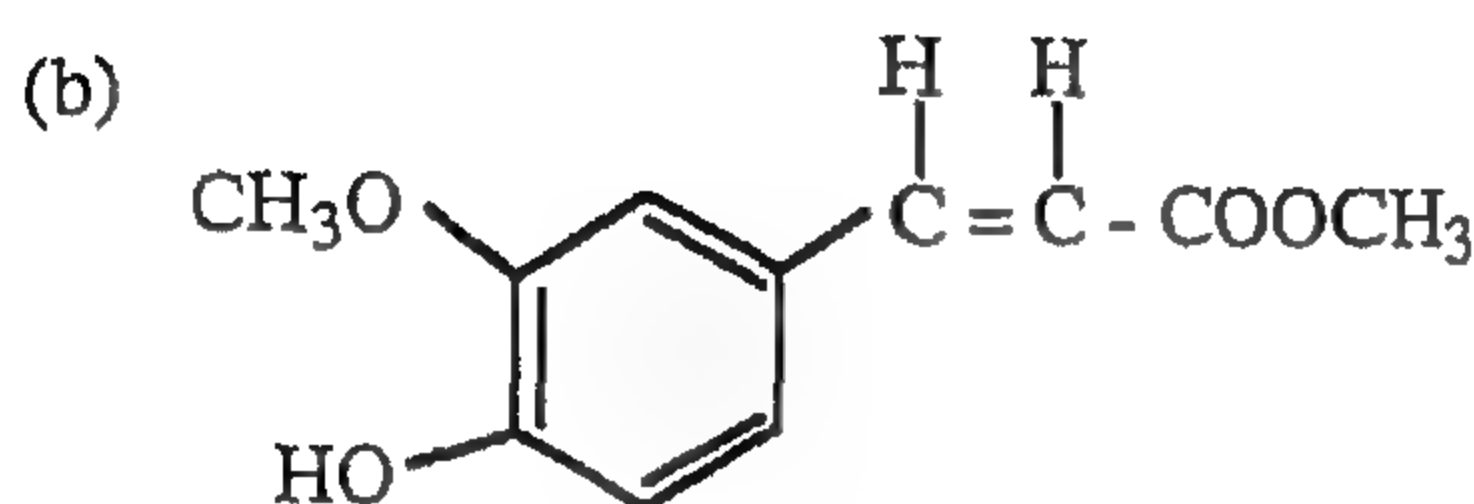
يظهر دور المثبطات الذاتية كدافع للكمون عندما تفشل التركيزات العالية من الجراثيم فى الانبات ، فى حين يزداد معدل الانبات بتناقص تركيز الجراثيم . ومن الملاحظات الأولى لهذه الظاهرة ماوجده Edgerton (1910) الذى لاحظ أنه عند توفر أكثر من ١٢ - ١٥ جرثومة كونيديا للفطر *Colletotricum lindemuthianum* فى ١ مم^٣ من البيئة ، فإن النسبة المئوية للانبات تقل . وفى بعض الحالات ، يعزى هذا التثبيط إلى تأثيرات مثبطات كيميائية متخصصة ، ولكن فى حالات أخرى ، قد يعزى هذا التثبيط ببساطة إلى عدم توفر الكميات الكافية من الأوكسيجين أو المواد الغذائية .

ورغم أن الطبيعة الكيميائية للمثبط أو المثبطات غير معروفة لأنواع فطرية عديدة ، فإننا نعلم أنه يوجد تباين كبير بين المثبطات المختلفة من حيث الطبيعة الكيميائية وطريقة العمل . فبعض المثبطات هي مركبات عطرية تتجمع بتركيزات عالية كنتيجة لظروف التزاحم . وتشمل المثبطات العطرية الايثانول والأسيتالدهيد ، اللذان يعتبران المثبطان العظيمان (Robinson et al., 1968) . ومثبطات أخرى يمكن إزالتها من الجراثيم ببساطة بغسلها بالماء ، مما يفترض أن هذه المثبطات الخاصة هي جزيئات بسيطة توجد فوق أو قرب سطح الجراثيم . وقد درست مثبطات إنبات الجراثيم اليوريدية في بعض فطريات الأصداء دراسة مكثفة (Macko et al., 1976) . وفي فطريات الأصداء ، يكون المثبط الموجود في عديد من الأنواع هو ميثايل سيس - ٣ ، ٤ داي ميثوكسي سينامات ، في حين ذلك المتكون بواسطة الفطر *Puccinia graminis* هو ميثايل سيس - فيريولات (شكل ٨١) . ويحتمل أن هذه المثبطات تقع إما فوق أو مباشرة أسفل سطح الجرثومة اليوريدية ويمكن استخلاصها بالسماح للجراثيم اليوريدية بالطفو في الماء . ويظهر الفعل التثبيطي ضد نشأة ونمو أنبوبة الانبات قبل ظهورها من الجرثومة ، ولكن لا يظهر أى تثبيط بعد خروج أنبوبة الانبات من الجرثومة . ويحول مركب ميثايل سيس - فيريولات دون هضم مادة الجدار في مساحة الثقب الذى تبرز منه أنبوبة الانبات طبيعيا عند الانبات . وتأثيرات هذا المثبط عكسية ، وبإزالته ، فإن هضم الجدار لتكوين الثقب يتم .

وإذا كان أحد المثبطات مسئولا عن الكمون ، فإنه يجب توفر ميكانيكية تنشيط ذاتى لتعادل فعل المثبط وتسمح بالانبات . ورغم أن أ طبيعة ميكانيكية التنشيط الذاتى غير معروفة ، فإنه يفترض أنها تعمل عن طريق منافسه مباشرة مع المثبط أو بالتداخل مع الناتج أو تؤدي إلى تحرر المثبط (Sussman and Halvorson, 1966) .



شكل (٨١) : (a) ميثيل سيس - ٣ ،
٤ - داي ميثوكسى سينامات ؛ (b)
ميثيل سيس - فيريولات .



وقد تعطى المثبطات الذاتية أفضلية بيئية للجراثيم التى تملك هذه الميكانيكية ، حيث أنها تمنع إنبات الجراثيم داخل الثمرة الجرثومية . وهذا الأمر هام لأن الجرثومة غير النابتة يمكن أن تنتثر بكفاءة ، بعكس الجرثومة النابتة ، وهى أيضا أكثر مقاومة للظروف البيئية غير الملائمة (Cochran, 1958) . وإضافة لذلك ، فإن إنبات الجراثيم يتوقف عندما يكون تركيزها عاليا جدا لدرجة أن أعدادا كبيرة من الميسليوم سوف تتنافس على الغذاء المحدود المتاح وبالتالي ستواجه مجاعة ولا شك .

التحكم الأيضى : Metabolic Control

قد ينتهى كمون بعض الجراثيم ويبدأ الإنبات (ينشط) بنهايات محددة أو بإضافة مواد غذائية ليست مطلوبة للنمو الخضرى إذا ما حدث الإنبات . وتخدم هذه المنشطات «كالزناد» الذى يحور أيض الجرثومة لمثل هذا الطريق الذى يؤدي إلى حدوث الإنبات . ومعظم معلوماتنا عن التحكم الأيضى فى السكون نبتت من فكرة الزناد الذى يمكن أن ينشط الجراثيم (Sussman and Halvorson, 1966) .

ويمكن أن تتضمن المنشطات أى عامل بيئى إما فيزيائى أو كيميائى مثل درجة الحرارة ، الإضاءة ، الرطوبة ، تركيب الطبقة التحتية أو أى توافقات بينها . وتشمل أمثلة معاملات التنشيط ما يلى :

١ - تعريض الجراثيم للحرارة العالية Exposure of spores to high heat :

تعتبر الحاجة لتعريض الجراثيم لحرارة عالية شائعة بين الفطريات الأسكية المترومة بصفة خاصة . فمثلا ، الجراثيم الأسكية لأنواع جنس *Neurospora* تتطلب التعريض لدرجات حرارة ٥٠ - ٦٠ م لمدة ٢٠ دقيقة لكى تنبت . كما تشترك الكثير من فطريات الروث فى الحاجة للتعريض للتسخين لتنشيط الجراثيم . ويمكن أن يتم التنشيط الحرارى لفطريات الروث أثناء مزور الجراثيم خلال القناة الهضمية وبواسطة الحرارة العالية المتولدة بالنشاط الميكروبى فى الروث المتروك . ويمكن أن تظهر تأثيرات الحرارة على الجراثيم فى صورة تأثيرها على البروتينات ، التى تتحلل ، وأيضا على الدهون فى الأغشية الخلوية ، التى تؤدي إلى تغيير بعض الصفات مثل النفاذية . وطريقة انتقال مثل هذه التغيرات إلى التنشيط الفعلى لانبات الجراثيم غير معروفة . وأحد الافتراضات تقول أن تحلل الانزيم المثبط قد يزيل تثبيطه ، سامحا بحدوث الانبات (Sussman, 1967) .

٢ - التعريض لدرجات الحرارة المنخفضة Exposure to cold temperature :

إن غالبية الفطريات التى تستحث جراثيمها للانبات بالتعريض لدرجات الحرارة المنخفضة هى الفطريات البازيدية وخاصة الطفيليات النباتية مثل التفحيمات التابعة لجنس *Tilletia* . فجراثيم هذا الجنس يجب أن تتعرض لدرجات حرارة منخفضة جدا (٥ - ١٠ م) لفترة زمنية غير محددة لكى تنبت . ويتناسب الاحتياج

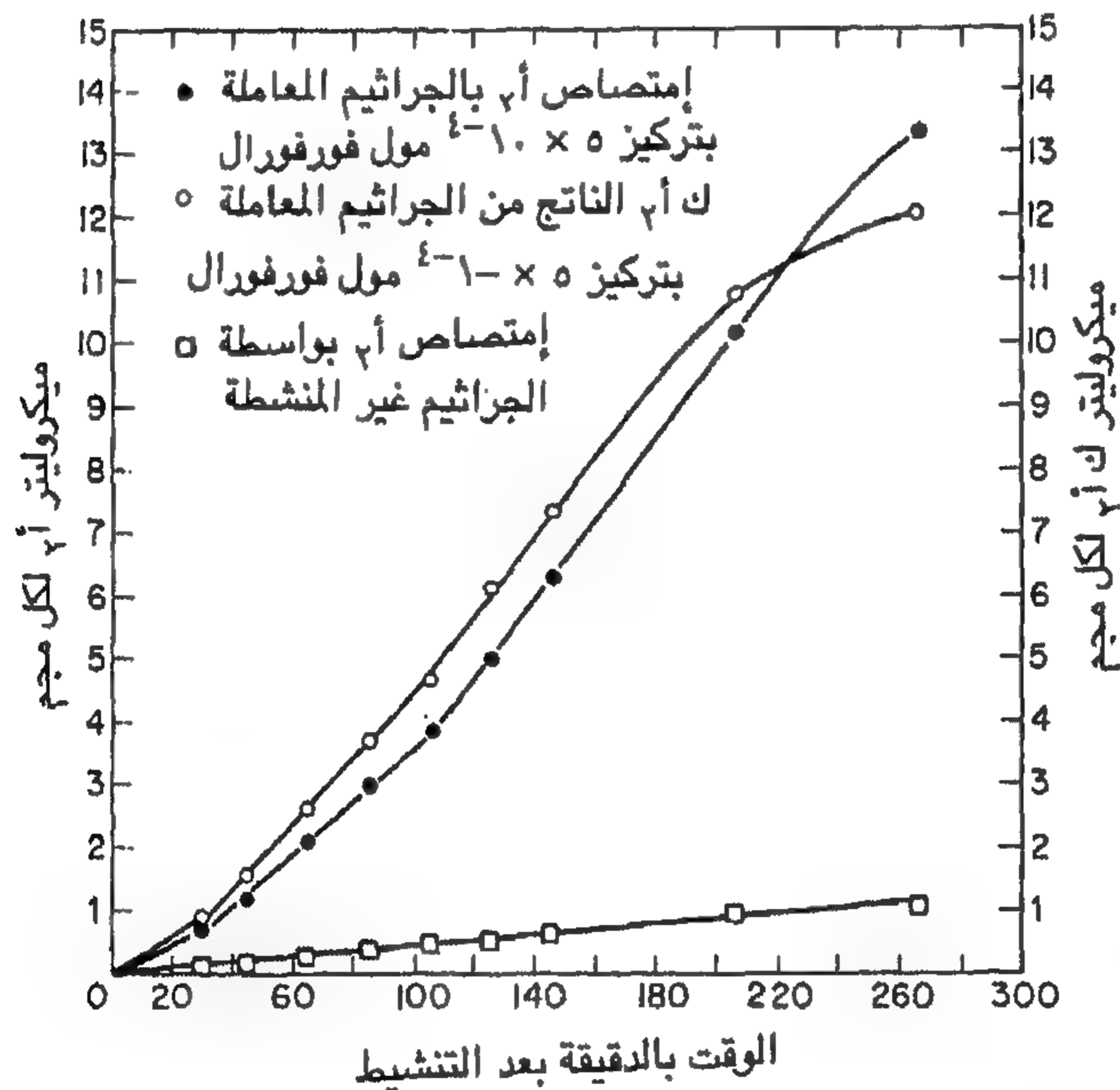
لدرجات الحرارة المنخفضة والتوقيت ، حيث تبقى جراثيم الطفيل كامنة عبر الشتاء وتنبت فقط عندما تجدا عوائلها نموها .

٣ - الضوء Light : تنشط بعض الجراثيم بواسطة الضوء ، ومعظمها طفيليات نباتية . وتعتبر أنواع الأصداء والتفحمت عددا كبيرا من الطفيليات ؛ ومع ذلك ؛ فليست جميع أنواع الأصداء والتفحمت تحتاج التعريض للضوء لكى تنبت ، بل تحتاج مراحل جرثومية معينة للضوء (فمثلا تحتاج الجراثيم اليوريدية للفطر *Cronartium ribicola* للضوء فى حين لا تحتاجه الجراثيم التيليتية) . وكما هو الحال فى التنشيط بالتبريد ، فإن الاحتياج للتعرض للضوء لكى تنبت الجراثيم قد يرتبط بنشاط كل من الطفيل والعائل .

٤ - المواد الكيميائية Chemicals : تحت ظروف العمل ، يمكن أن يستحث إنبات الجراثيم بإضافة مواد كيميائية مختلفة ، متضمنة الأيونات غير العضوية ، المذيبات (كحولات ، إيثرات ، كلوروفورم ، أسيتون ، فورانات ، بيرولات ، والثيوفينات) ، الاسترات الأليفاتية ، الأحماض الأمينية ، الكربوهيدرات ، الليبيدات ، والفيتامينات (شكل ٨٢) . والجراثيم غالبا ليست متخصصة لمادة كيميائية واحدة ، ومختلف المواد الكيميائية أو توافقاتها سويا قد يكون فعالا .

ولا يستبعد أن تستحث الجراثيم للانبات بإضافة مستخلصات المواد الطبيعية ، وغالبا ما تكون من نفس البيئة التى يوجد عليها الكائن فى الطبيعة . فمثلا ، جراثيم فطريات الروث يمكن أن تستحث على الانبات بوضعها فى وسط يحتوى على الروث أو مكونات الروث ؛ وجراثيم الفطريات الرمية التى تعيش على الخشب أو الأوراق فى الطبيعة يمكن أن تستحث على الانبات فى وجود مستخلص الخشب أو الأوراق ؛ وجراثيم طفيليات نباتية عديدة تستحث على

الانبات فى وجود مستخلصات عوائلها النباتية ؛ وأخيرا جراثيم فطريات التربة المترومة يمكن أن تستحث بإضافة مستخلص التربة للبيئة . والمرور خلال القناة الهضمية لحيوان ما قد يكون مطلوبا لكسر الكمون فى جراثيم بعض الفطريات ؛ فمثلا كونيديات الفطر *Basidiobolus ranarum* لا تنبت إلا إذا إلتهمها برص أو سحلية . وقد تحتاج جراثيم بعض الفطريات وجود كائن آخر لى تنبت ؛ فعلى سبيل المثال ، تنبت الجراثيم البازيدية لكثير من الكرات النافخة فقط فى وجود خميرة مثل *Rhodotorula* (Fries, 1966) .



شكل (٨٢) : التغيرات التنفسية المستحثة بعد تنشيط الجراثيم الأسكية للفطر *Neurospora crassa* بواسطة الفورفورال .

ويفترض أن يعزى الاستحثاث بواسطة مستخلصات المواد الطبيعية إلى وجود المواد الغذائية اللازمة أو نواتج الأيض الموجودة فى هذه المواد . والإنبات

كاستجابة لوجود المواد الغذائية المطلوبة يؤكد أن جراثيم الفطر ستتنبت فى البيئة التى ستدعم بعد ذلك النمو الخضرى .

ميكانيكيات التحكم الأيضى : Mechanisms of Metabolic control

تظهر الجراثيم المنشطة غالبا زيادة مفاجئة فى معدل التنفس والتغيرات الفسيولوجية الأخرى قبل أن تأخذ التغيرات المورفولوجية وضعها . وهذه التغيرات ، بالاشتراك مع الميكانيكيات المنشطة ، تدل على أن عمليات أيضية معقدة داخل الجرثومة هى المسئولة عن «توقيت» إنبات الجرثومة . وفشل الجرثومة فى أن تنتبت قد يكون بفعل توقف فى الأيض فى نقطة ما أو بسبب عجز متخصص داخل الجرثومة والذى يمكن التغلب عليه بواسطة منشط خاص . وبصفة عامة ، فليست ميكانيكية التحكم الأيضى فى الكمون ولا قابلية المنشطات لاستحداث الإنبات مفهومتين .

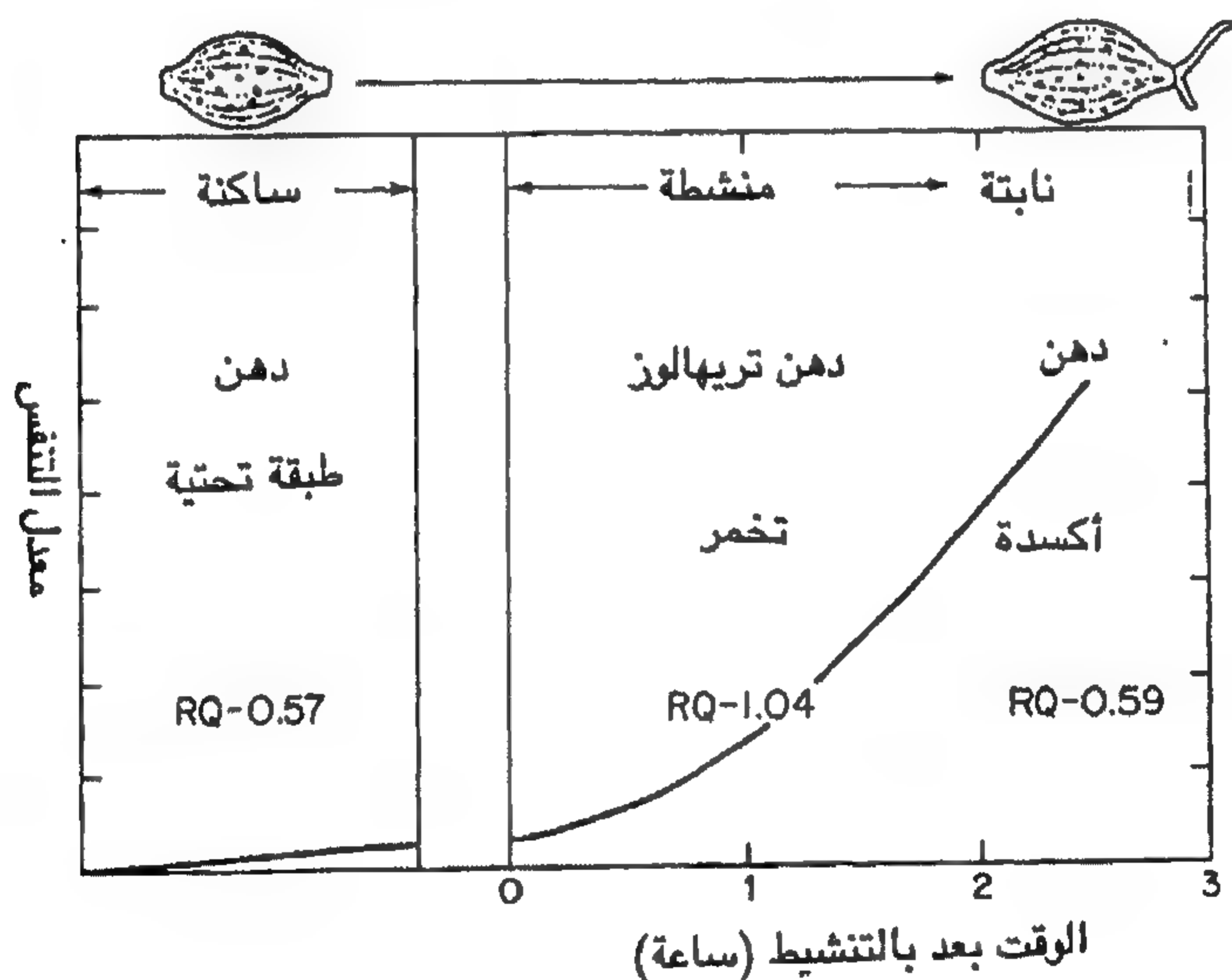
وقد درست ميكانيكية التحكم الأيضى فى الكمون على الفطر *Fusarium solani phaseoli* . وجراثيم هذا الكائن تحتاج إلى مصادر خارجية من الكربون والنيتروجين ومستخلص الخميرة لى تنبت . وسواء كحول الايثايل أو الأسيتون يمكن أن يحل محل مستخلص الخميرة فى عملية التنشيط (J.C. Cochrane et al., 1963) . يقلل كحول الايثايل التنفس الداخلى ويزيد معدل أكسدة الجلوكوز . وفى اقتراح عن دور كحول الايثايل هو أن إنبات الجراثيم يتحدد بتوفر الأحماض الأمينية (والتي ستحل جزئيا محل الحاجة لمستخلص الخميرة) وأن تخليق الأحماض الأمينية يمكن أن يعتمد على إضافة أسيتالدهيد نشط والذى يتخلق من كحول الايثايل . ولا يمكن للخلايا أن تحل محل كحول الايثايل كمنشط ، رغم أن التحول الغذائى لكحول الايثايل والخلايا فى الخميرة والفطريات يعتقد عادة أنهما يمران بنفس المسارات النهائية (V.W. Cochrane, et al., 1963) .

إنبات الجراثيم : Spore Germination

إن السلسلة غير العكسية من الأحداث التي تحول الجرثومة ذاتية المحتويات (أحيانا ساكنة) إلى صورتها الخضرية هي الانبات . وتشمل هذه التغيرات كل من الحالات المورفولوجية والفسولوجية . ويتميز إنبات الجرثومة عادة بانتفاخ الجرثومة وعدد من التغيرات الخلوية . وهي تشمل الانتفاخ ثم انقسام النواه ، وزيادة كمية الشبكة الأندوبلازمية وعدد الريبوسومات والميتوكوندريات ، واختفاء الأجسام الدهنية ، وأحيانا تكون الفجوة العصارية . وإذا كانت الجرثومة ستنمو إلى ميسليوم (وليس إلى جراثيم هدية) ، ستكون أنبوبة إنبات أو أكثر . وتظهر أنبوبة الانبات من أى نقطة على سطح الجرثومة أو من ثقب سابق التحديد ، يتميز مبدئيا برقة الجدار . وأول ما يشاهد غالبا عند تكوين أنبوبة الانبات هو تشقق الجدار الخارجى للجرثومة ثم تبرز من خلاله أنبوبة الانبات كحلمة . ويظهر جدار أنبوبة الإنبات عادة كاستمرارية للجدار الداخلى للجرثومة (إذا وجد جدار داخلى) ، والذي يكون عادة قابلا للتمدد ويزداد فى الحجم عن طريق تخليق مواد جدار إضافية . يأتى بعد ذلك هجرة النواه والعصيات الخلوية الأخرى إلى داخل أنبوبة الانبات ، ثم تنمو أنبوبة الانبات عن طريق التمدد القمى لتعطى الميسليوم .

وتحدث تغيرات فسيولوجية عديدة أثناء الانبات ، ويلاحظ زيادة عامة فى معدل الأيض الذى يحول الجرثومة الساكنة ذات معدل الأيض المنخفض إلى حالة خضرية نامية ونشطة . وقد تشمل هذه التغيرات تخليق الجزيئات الكبيرة (مثل DNA ، RNA ، البروتين ، الكربوهيدرات ، والدهون) ؛ وافراز نواتج أيضية ، أنزيمات ، فيتامينات ؛ وزيادة فى الوزن الجاف والحجم ، وامتصاص الماء ؛ وتنشيط الأجهزة الأنزيمية . وأكثر التغيرات ملاحظة ، على أى حال ، هو ذلك

الذى يحدث فى التنفس . فالجراثومة الساكنة تتميز بأنها تتنفس بمعدل منخفض ، مستخدمة مسار إمدن مايرهون (EM) فى أغلب الأحوال . وعندما يبدأ الانبات ، تلاحظ زيادة كبيرة فى معدل التنفس تتميز بواسطة الزيادة فى أخذ الأكسجين وطرده ثانى أكسيد الكربون والتحول من التنفس اللاهوائى إلى التنفس الهوائى المميز للميسليومات الفطرية (شكلى ٨٢ ، ٨٣) . وعن الفطر *Neurospora tetrasperma* ، فإن معدل التنفس يزيد من ٢٠ - ٣٠ ضعف أثناء الانبات (Sussman, 1953) . وتحتاج بعض الجراثيم لمصدر خارجى من الكربون أو النيتروجين أثناء الانبات ، فى حين لا يحتاج البعض الآخر إلى مصادر غذائية خارجية ولكنها تستهلك موادها المخزونة (مثل الدهون ، الكربوهيدرات ، أو البروتين) كطبقة تحتية للتنفس .



شكل (٨٣) : التغيرات الأيضية التى تحدث أثناء إنبات الجراثيم الأسكية لجنس *Neurospora* . تستهلك الليبيدات كمصدر طاقة داخلية تدعم التنفس التخمري أثناء الكمون . يصاحب النشاط قابلية إنزيم التريهلين لتحليل السكر ، تريهالوز ، والذي يخدم سويا مع الدهون كطبقة تحتية للتنفس . كما

الفصل الخامس

الفطريات كمترممات Fungi as Saprophytes

مثل المترممات الأخرى ، تعتبر الفطريات الرمية كائنات مسببة للتحلل وتتغذى على المواد العضوية غير الحية . فالطبقة التحتية ، أو مصدر الغذاء ، يمكن أن يكون أجسام الحيوانات أو النباتات الميتة ؛ أى أجزاء منفصلة من النبات أو الحيوان مثل الأوراق ، الأفرع الساقطة ، أو الشعر ، نواتج النفايات من مصادر نباتية أو حيوانية ؛ بعض المركبات المخلقة ؛ وأى نواتج سائلة تنضح مما سبق . والمركبات العضوية التى تكون الطبقة التحتية هى المواد الفعلية المستخدمة كمصدر للغذاء ، وبالتحلل الفردى لهذه المركبات تتكسر الكتلة الكبيرة ، أى تتحلل . وهذه المركبات العضوية هى عديدات السكر ، الأحماض العضوية ، اللجنينات ، البروتينات ، والأحماض النووية والتى تميز الحياه . ويستطيع أى نوع من الكائنات الدقيقة تحليل مركبات معينة فقط من البقايا النباتية أو الحيوانية ، ونحتاج إلى عدد من أنواع الكائنات الدقيقة المختلفة حتى يتم التحلل الكامل للطبقة التحتية . وتشترك الفطريات ، البكتيريا ، الأكتينومييسيتات ، والبروتوزوا غالبا فى تحليل طبقة تحتية واحدة ، وتختلف الأهمية النسبية لكل منها بحسب الظروف السائدة .

وفيما يتعلق بالكائن الدقيق ، فإن عملية التحليل ببساطة هى وسيلة لحصوله على الغذاء بواسطة الهضم . وتفرز البكتيريا ، الأكتينومييسيتات ، والفطريات إنزيمات هاضمة فى الوسط والتي تكسر جزئى معين إلى مكوناته الأبسط ، جاعلة إياه يتحول إلى محلول . وبذلك تدخل المواد الغذائية فى المسارات الأيضية ، مثل تلك التى ذكرت فى الفصل الثانى . ورغم أن بعض المركبات تتكسر إلى ثانى أكسيد الكربون التنفسى أو تنطلق كنواتج أيض ، فإن كثيرا من الطبقة التحتية تشترك فى تكوين بروتوبلازم المترمم المسبب للتحلل ولن تتحلل إلا بعد موت الكائن الدقيق نفسه فتقوم كائنات دقيقة أخرى بتحليلها .

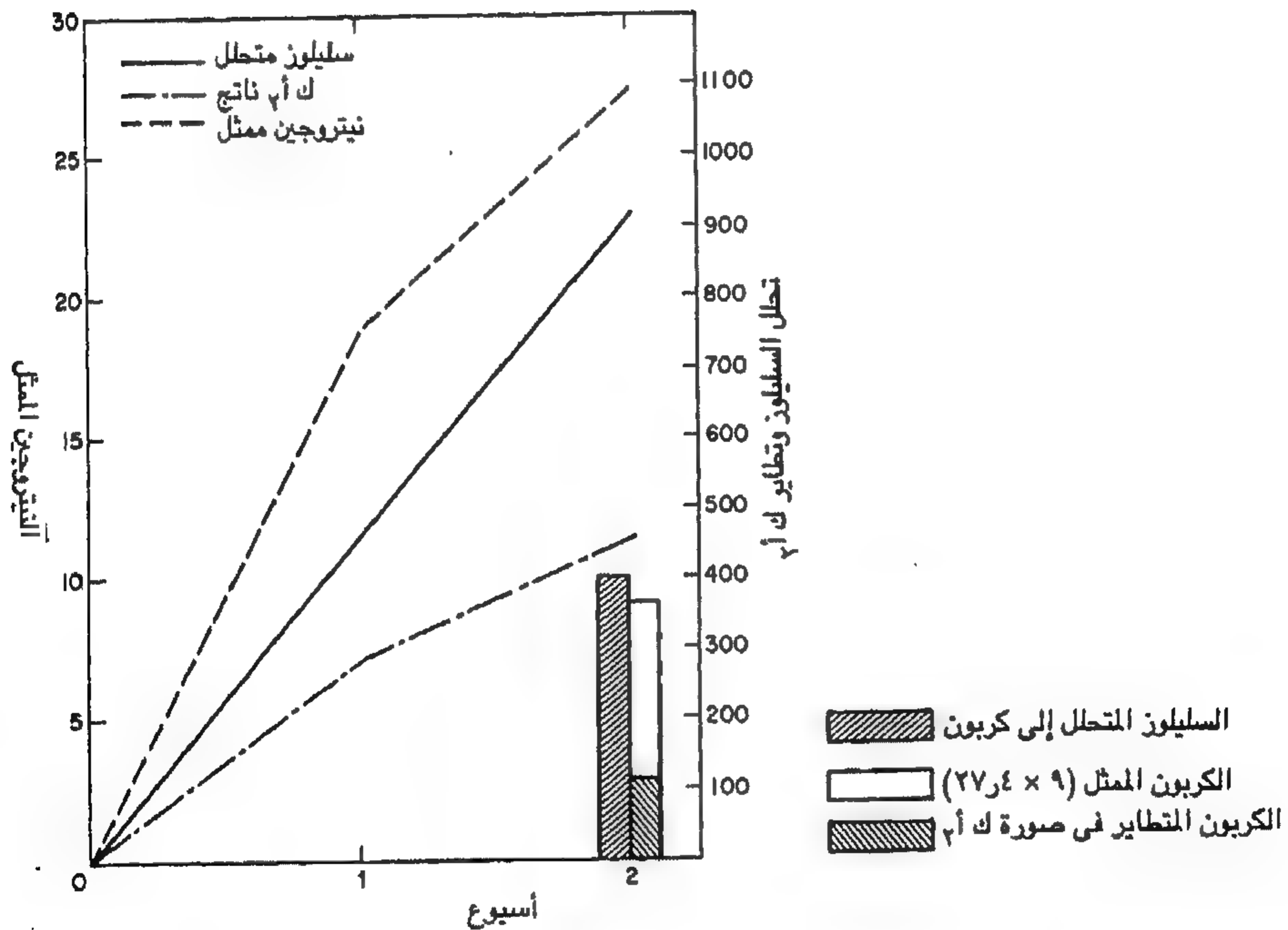
ويكتمل التحلل عندما تعود المواد العضوية إلى البيئة فى صورتها غير العضوية أو المعدنية . فعن الكربون ، تكون هذه الصورة هى ثانى أكسيد الكربون ؛ وعن النيتروجين ، فهى الأمونيا ؛ وعن الفوسفور ، فيكون فى صورة فوسفات .

التحلل : Decomposition

طرق دراسة التحلل : Methods for Study of Decomposition

عند دراسة أنشطة الفطريات المترمة ، يحتاج الشخص عادة لمعرفة المعدلات التى تحلت إليها طبقة تحتية ما ، وكيف تتأثر هذه المعدلات بالظروف البيئية أو الغذائية ، ومستوى تخلل المركبات الكيميائية المختلفة الموجودة فى الطبقة التحتية . ويمكن أن يحسب معدل اختفاء الطبقة التحتية بتقدير الفقد فى وزنها الكلى ، ولكن هذه الطريقة لا تشير إلى أى مادة تم تخليقها فى جسم الكائن الدقيق أو أى مادة كيميائية تم تحليلها فى الطبقة التحتية . وعلى العكس من ذلك ، فإن التحليل لدراسة المواد الأيضية أو المفقودة أثناء عملية التحلل يمكن أن

يكون أكثر فائدة . فعلى سبيل المثال ، يمكن قياس معدل خروج ثاني أكسيد الكربون كدليل لتحلل الكربوهيدرات (شكل ٨٤) ، فى حين يدل تطاير الأمونيا فى نفس الوقت على مدى تحلل المواد النيتروجينية . وقياس نواتج الأيض ، مثل قياس الفقد الكلى فى الوزن ، لا يدل على مدى تحلل مركب بعينه . ويمكن أن نصل لذلك بتقدير التركيب الكيميائى لطبقة تحتية قبل بدء التحلل ثم نقارن التركيب الأصلى هذا مع التغير فى التركيب الكيميائى على فترات أثناء عملية التحلل .



شكل (٨٤) : العلاقة بين تحلل السليلوز بواسطة الكائنات الدقيقة وتمثيل النيتروجين أو تحوله إلى بروتوبلازم فى الكائن الدقيق .

عملية التحلل : The Composition Process

تهاجم مكونات الطبقة التحتية بمعدلات مختلفة . فالسكريات الذائبة والأحماض الأمينية تمتص مباشرة وتمثل داخل الكائن الدقيق وهى بذلك تكون من أول المركبات التى تختفى . والكربوهيدرات البسيطة (السكريات ، النشا ، الهيميسليلوزات الخ) وبعض البروتينات تتحلل بسرعة بواسطة عدد كبير من الكائنات الدقيقة . أما السليلوز ، الدهون ، والزيوت فهى تتحلل ببطء وعادة بواسطة كائنات دقيقة متخصصة ؛ واللجنينات ، والشموع ، والتانينات هى أكثر المواد مقاومة للتحلل وتهاجمها أنواع فطرية قليلة جدا نسبيا . فقد يتطلب الأمر سنوات لتحلل بعض الأوراق أو السوق ؛ والورقة الابرية فى الصنوبر تستمر فى التحلل لمدة ٨ - ٩ سنوات حتى يصبح التعرف عليها أمرا صعبا (Kendrick, 1959).

ويستمر الحد الأقصى للتحلل ساريا فقط طالما هناك امدادات من المركبات النيتروجينية والكربونية والمواد الغذائية الضرورية الأخرى (خاصة الفوسفور) والتى توجد فى الطبقة التحتية أو التربة . ونسبة الكربون إلى النيتروجين تعتبر هامة بصفة خاصة ، حيث أنها مبدئيا تحدد كمية النمو الميكروبي الذى يمكن أن يحدث ، وبذلك ، تحدد بصورة غير مباشرة كمية التحلل الذى يمكن أن يحدث (شكل ٨٤) .

وتحتاج الكائنات الحية الدقيقة للنيتروجين لتخليق البروتوبلازم ، وعند غياب الكمية المناسبة من النيتروجين ، سيضعف معدل تحليل الفطريات للكربوهيدرات المتاحة . وإذا كانت إمدادات النيتروجين زائدة عن الكمية المطلوبة لتخليق البروتين

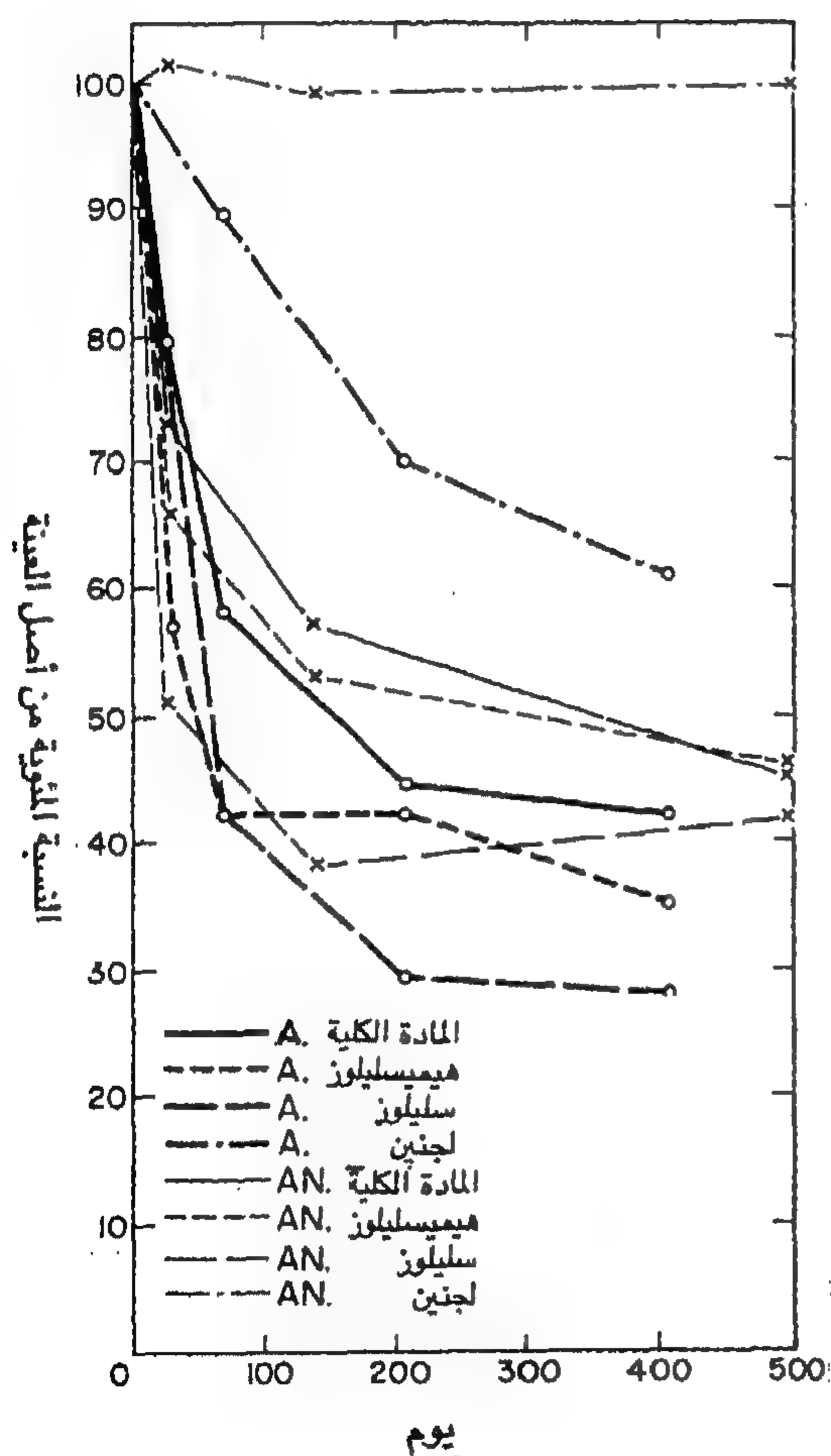
(عموما ، أكثر من ١٥ - ١٧ ٪ من الطبقة التحتية) ، فإن الزيادة ستتحرر في صورة أمونيا . وإذا كانت إمدادات الكربون (وبالتالي مصدر الطاقة) غير كافية ، فإن كثيرا جدا من النيتروجين الكلى (٥٠ - ٨٠ ٪) ستتحرر في صورة أمونيا . وتحت الظروف الملائمة ، ستقوم الفطريات بالتمثيل الغذائي المتوسط ٣٠ - ٤٠ ٪ من كربون الطبقة التحتية الذى تحلل بالفعل (Waksman, 1952) .

والنباتات الخضراء الصغيرة أو مخلفات الحيوانات العالية المحتوى النيتروجينى والفوسفورى سيدخلان فى عملية تحلل سريع ويكتمل تحللها تقريبا دون إضافة مواد غذائية . وبالمقارنة ، فإن المركبات قليلة المحتوى النيتروجينى (مثل القش ، جذور الذرة ، ومخلفات الغابات) تتحلل ببطء وبصورة غير كاملة ، وربما تترك ٥٠ - ٦٠ ٪ من وزنها الأصى بعد مضى ٣ - ١٠ أشهر من التحلل (شكل ٨٥) (Waksman, 1952) . ويضيف المزارعون عادة أسمدة نيتروجينية وفوسفاتية إلى التربة لزيادة معدل تحلل بقايا النباتات الليفية أو الخشبية المتكونة أساسا من السليلوز أو اللجنين ، مثل قش القمح أو جذور الذرة .

طريقة التحلل : Course of Decomposition

من الصعب غالبا تقدير الخطوات الكيميائية المتضمنة فى التحليل فى الطبيعة ، حيث أن الطبقة التحتية توجد كخليط معقد من المركبات كما أن الظروف البيئية متغيرة . ومن الصعب توفير ظروف مطابقة فى المعمل ، ولكن الوضع القريب يمكن أن يجرى باستهلاك وسط غذائى يحتوى على مركبات نقية وتلقيحها بمزرعة نقية أو خليط من مزارع الكائنات الدقيقة . وبالإضافة ، يجب دراسة النظم الانزيمية . والمعلومات المتحصل عليها من هذه الطريقة تكافئ عموما تلك الموجودة فى الفصل الأول ولكنها ليست بالضرورة ممثلة للأنشطة

الفطرية فى التربة . فقد يكون فطر ما قادرا على هدم مادة ما (سليولوز مثلا) فى المزرعة ، ولكن هذا لا يشير إلى أن الفطر يستطيع بناء نفسه ويتغذى على هذا المركب المعقد فى الطبيعة تحت ظروف المنافسة المكثفة . كما أن المسار الكيميائى للتحلل أيضا يمكن أن يتحول طبقا للكائن المشترك فى العملية والظروف البيئية السائدة .

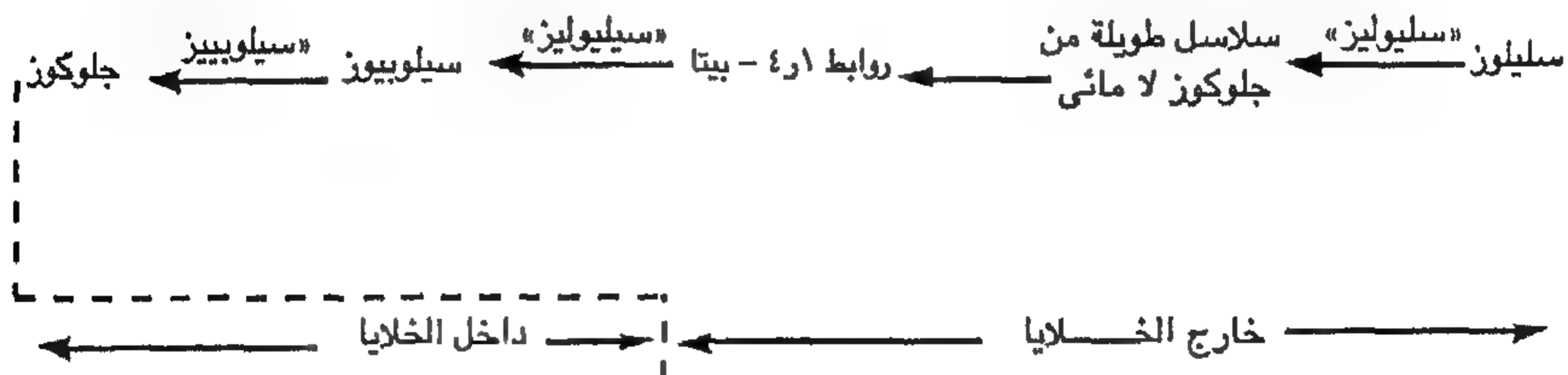


شكل (٨٥) : معدل تحلل نبات برسيم حجازى . A تشير إلى الهوائى ، AN تشير إلى اللاهوائى .

وبرغم أن بعض الفطريات على الأقل يمكنها هدم معظم الطبقات التحتية في الطبيعة ، فإن الفطريات بصفة خاصة تعتبر نشيطة في تحليل السليلوز ، الهيميسليلوز ، واللجنينات .

تحلل السليلوز : Cellulose Decomposition : يوجد السليلوز (عديد الجلوكوز) بصورة واسعة في الطبيعة في جدر الخلايا النباتية . والاكيتينومييسيتات ، البكتريا ، الفطريات ، البروتوزوا ، وبعض الحشرات هي محلات للسليلوز ولكن من بينها جميعا تعتبر الفطريات نشيطة بصفة خاصة في تحليل السليلوز . وتشمل الفطريات المحلة للسليلوز أفرادا من الفطريات الأسكية ، البازيدية ، والديتيرية وكذلك بعض الكيتريدات التي يمكن اصطيادها باستخدام ورقة ترشيح كطعم . وتعتبر بعض أفراد الفطريات البازيدية الكلية هي الأكثر نشاطا في تحليل السليوز ، كما أن غالبية أفراد هذه المجموعة يمكنها تحليل السليلوز .

وأول إنزيمات تشترك في تحليل السليلوز هي السليوليزات . وتوجد إنزيمات السليوليزات كمعقد ، والتوافق الخاص بهذه الأنزيمات قد يختلف من كائن إلى آخر ويجزأ السليلوز أولا إلى سلاسل طويلة ، مستقيمة ثم بعد ذلك إلى وحدات ثنائية التسكر (سيلوبيوز) بواسطة إنزيمات في معقد السليوليز . ثم يتحلل السيلوبيوز بعد ذلك مائيا إلى الجلوكوز بإنزيم السيلوبييز . والهيكل العام للتحلل يكون كما يلي :



ويتوقف تحليل الجلوكوز على طبيعة الكائنات الموجودة والظروف البيئية المتاحة ، والتي قد تلائم نمو مجموعة من الكائنات أكثر من غيرها كما تحدد أيضا سرعة التحلل . ومن بين الظروف البيئية ، يعتبر الامداد بالأكسجين هام بصفة خاصة . فإذا توفرت الظروف الهوائية ، فإن الجلوكوز يتحول إلى أحماض عضوية أو ثانى أكسيد الكربون والماء بواسطة الفطريات الخيطية . وبالعكس ، إذا سادت الظروف اللاهوائية ، فإن الخمائر والبكتريا تنتج نواتج تخمر نهائية من التنفس .

تحلل الهيميسيليلوز : Hemicellulose Decomposition : يوجد

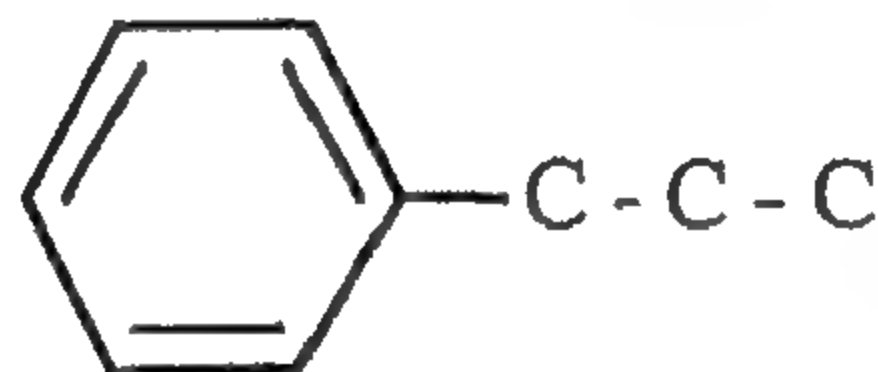
الهيميسيليلوز بغزارة فى جذر النبات منتشرا بين السيليلوز واللجنين . وهو يعتبر أكثر المركبات تواجدا فى الخلية بعد السيليلوز .

والهيميسيليلوزات مجموعة متباينة من عديدات التسكر ، وتنتج بعد التحليل المائى الهكسوزات ، البنتوزات ، وأحماض يورونيك كثيرة . ويتضمن تحليل الهيميسيليلوزات التحليل المائى للمعقد إلى وحدات أصغر بواسطة إنزيمات متخصصة . وتعتمد الانزيمات الفعلية المشتركة وكذلك الخطوات الكيميائية الحيوية على الهيميسيليلوز الخاص الذى تحطم .

وتختفى الهيميسيليلوزات بسرعة أثناء المراحل الأولى من التحلل وهى تتحلل بواسطة البكتريا الهوائية واللاهوائية ، الأكتينومييسيتات ، والفطريات . والفطريات أكثرها نشاطا فى المراحل الأولى من التحلل ، بينما تكون الأكتينومييسيتات أكثر نشاطا فى المراحل الأخيرة . وتنتمى الفطريات المحللة للهيميسيليلوز إلى كل المجموعات الكبيرة ، والعدد الكلى للأنواع التى تستطيع

تحليل الهيميسليلوز أكثر بكثير من تلك القدرة على تحليل السليلوز . وعموما ، لا تحتاج الكائنات الدقيقة التى تحلل الهيميسليلوز درجة عالية من تخصص الطبقة التحتية ، وهى غالبا تستهلك الأحماض العضوية والسكريات البسيطة .

تحلل اللجنين Lignin Decomposition . يتحلل اللجنين كليا تقريبا بواسطة الفطريات خاصة البازيدية منها ، مثل أفراد رتبتي الأفيلوفورالات والأجاريكالات . ويوجد اللجنين بكثرة فى المادة النباتية ، حيث يرتبط بعديدات التسكر فى الجدار الثانوى للخلية كما يوجد أيضا فى الصفيحة الوسطى لجدار الخلية . ويزداد محتوى اللجنين فى النبات كلما زاد عمر النبات وكلما زادت الأنسجة الخشبية . وتوجد عدة طرز من اللجنينات حيث تهر طرزا متباينة فى الأنواع النباتية المختلفة أو حتى فى مناطق النبات الواحد المختلفة . وجزئ اللجنين هو polymer متعدد على التعقيد له نفس طبيعة وترتيب المادة الأحادية فى التغير . ورغم أن تركيب جزئ اللجنين معروف بصورة ليست كاملة ، فيعتقد أن الوحدة الأساسية له هى فينيل بروبان الذى يحتوى على ثلاثة ذرات كربون فى سلسلة جانبية من حلقة بنزين :



ورغم أن التفاصيل الكيميائية الحيوية لتحلل اللجنين غير معروفة ، فقد اقترح أن الفطريات البازيدية المحللة للجنين تفرز إنزيمات خارج الخلية والتى تحرر الوحدات العطرية من المركب . والتكسر الآخر للوحدات العطرية يحتمل أن يتم بواسطة عديد من الفطريات غير المحلل الأول للجنين .

اللجنين وتكوين الدوبال : Lignin and Humus Formation : توجد

المادة العضوية فى التربة غالبا فى جزئين رئيسيين . فالطبقة السطحية ، سائدة فى الغابات ، وتتكون أساسا من المواد العضوية الساقطة حديثا والتي لا يزال مصدرها معروفا . وأسفل هذه الطبقة توجد طبقة دوبالية غامقة والتي تكون المادة العضوية فيها فى المراحل الأخيرة من التحلل ، ولا يمكن التعرف على مصدر هذه المادة العضوية حينئذ . وإضافة إلى المادة العضوية المتحللة جزئيا ، تحتوى طبقة الدوبال على حمض الهيوميك ، وهو مركب يشبه اللجنين . وتركيب حمض الهيوميك معروف بصورة غير كاملة ، رغم أن مركبات فينولية عديدة يمكن أن تفصل منه كيميائيا والتي تشبه تلك الموجودة فى اللجنين بصفة عامة . وينتج حمض الهيوميك أساسا تحت الظروف الهوائية ويتضمن تفاعلات بلمرة ضعيفة الفهم (Flaig et al., 1975) . ويتم تحليل المادة العضوية الأساسية وتخليق حمض الهيوميك فى وقت واحد .

ويعتبر الدوبال هاما للبقاء على خصوبة التربة (قدرة التربة على دعم النبات) . فالدوبال يحتوى على كمية كبيرة من النيتروجين والكربون أكثر مما يوجد فى أجسام الكائنات . وأثناء التحلل البطئ نسبيا - ولكن المستمر - للدوبال ، تكون هذه العناصر وغيرها فى صورة متاحة دائما ليستغلها النبات كغذاء . كما يعطى الدوبال أيضا بيئة مناسبة فيزيائيا لنمو النبات حيث يمكن للدوبال أن يغير درجة حموضة التربة ، أن يمتص موادا ضارة بالنبات ، وأن يحتفظ بالماء والهواء . وبذلك فالمحتوى العالى من الدوبال يكون مصاحبا للتربة عالية الخصوبة .

وتلعب الفطريات دورا فى المحافظة على مستوى الدوبال فى التربة ، وبالتالي

خصوبتها . فتحلل الفطريات المادة العضوية التى تستخدم فى تكوين جزيئات حمض الهيوميك . ويوجد بعض التشابه التركيبى بين جزئ اللجنين وجزئ حمض الهيوميك ، مما أدى إلى الاقتراح بأن تحليل اللجنين يمد بالوحدات اللازمة لتخليق حمض الهيوميك .

والتمادى فى الدور الذى تلعبه الفطريات فى بلمرة هذه الوحدات فى الطبيعة غير معروف ، رغم أن مثل هذه البلمرة يمكن أن تحدث فى المزرعة (Flaig, et al., 1975) . كما تستطيع الفطريات أيضا أن تحلل الدوبال ، وبذلك تنطلق المواد الغذائية المسوكة داخله .

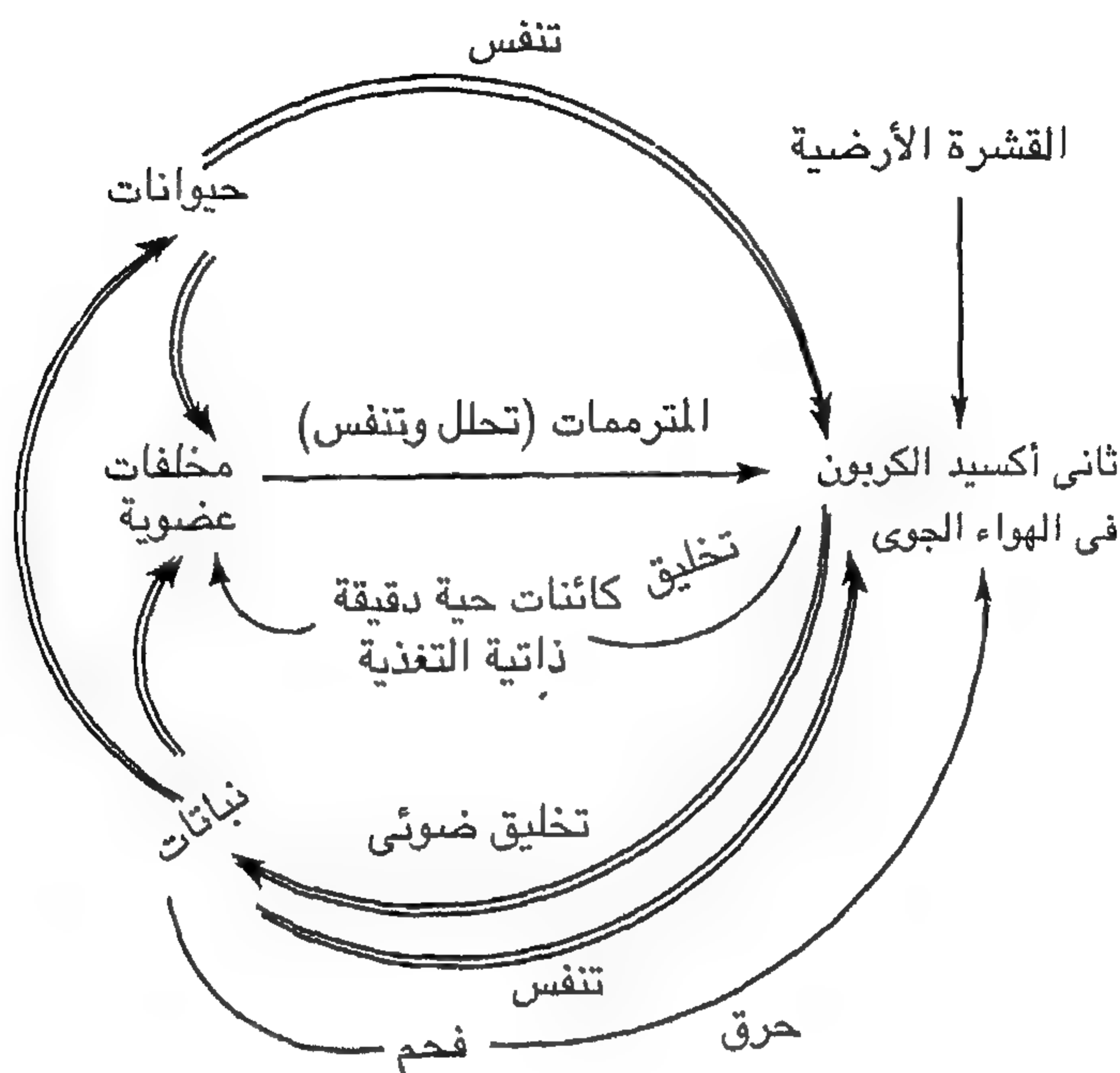
دور المترممات فى الطبيعة : Role of Saprophytes in Nature

إن أغلب الطبقات التحتية التى تهاجمها الكائنات المسببة للتحلل إنما تمثل «نفايات» الطبيعة التى تنتج عن الكائنات الحية . ويمكن أن يصل حجم هذه المخلفات إلى أرقام فلكية . فوزن الأوراق المتكونة فى فصل نمو واحد على شجرة دردار واحدة يقدر بحوالى ٤٠٠ رطل (Grqy, 1959) أى ٢ طن بعد عشرة سنوات . وفى الغابات الخشبية ، يصل التقدير إلى ١ - ٢ طن من الأوراق والأفرع التى تسقط على كل هكتار سنويا ؛ وفى الغابات الاستوائية المطيرة ترتفع الصورة لتصل إلى ٦٠ طنا من المخلفات (Burges, 1965) . ويحصد المزارعون عادة كمية بسيطة من المحصول ، مثل الحبوب أو الثمار فقط ، تاركين بقايا المحصول لتتحلل فى الحقل . وكمية ورق الكتابة التالف الذى يتحلل سنويا تبلغ حوالى ١٥٠ رطل / ميل مربع على مساحة أرض قارة أمريكا الشمالية (Gray, 1959) . وبدون تحلل هذه المخلفات ، ستصبح الأرض مغطاه بأجسام النبات والحيوان ، وربما تستأصل غالبية الكائنات الحية من بيئاتها الطبيعية .

ومع ذلك ، فالفائدة الحقيقية للتحلل تقع فى عودة المركبات الكيميائية الموجودة بالكائنات إلى دورات الطبيعة . إذ توجد كمية محدودة من المواد المتاحة لبناء الكائنات الحية ، وستتوقف الحياة فى النهاية إذا ظلت هذه المواد مرتبطة بالكائنات الميتة وأصبحت غير متاحة للمخلوقات الحية . ومركبات الكربون تعتبر ذات أهمية خاصة فى هذه الحلقة .

فى الطبيعة ، يدور الكربون بانتظام بين صورته غير العضوية (ثانى أكسيد الكربون) وصوره العضوية التى تتطلبها جميع الكائنات الحية (شكل ٨٦) . والكائنات ذاتية التغذية (بكتيريا التخليق الكيميائى ، بكتيريا التخليق الضوئى ، والنباتات الخضراء) هى الكائنات الوحيدة التى تستطيع تحويل الكربون غير العضوى (ثانى أكسيد الكربون) إلى مركبات عضوية . أما بقية أشكال الحياة فهى تعتمد على هذه الكائنات ذاتية التغذية كمصدر للمركبات العضوية . وتعود الأهمية الخاصة إلى النباتات الخضراء ، التى تخدم كقاعدة سلسلة غذائية بالامداد المباشر للحيوانات آكلة العشب ، وبالتالي ، دعم الحيوانات آكلات اللحوم .

والمصدر الرئيسى لثانى أكسيد الكربون المطلوب للنبات أثناء التمثيل الضوئى هو الهواء ، الذى يحتوى على ثانى أكسيد الكربون بتركيز منخفض نسبيا إذ يصل ٠.٣ ٪ أى حوالى ٢١ بليون طن . وتثبت نباتات الأرض سنويا حوالى ٨٠.٠٠٠ مليون (٨ × ١٠^{١٠}) طن من ثانى أكسيد الكربون . وبالتالي فإن ثانى أكسيد الكربون الموجود فى الفضاء سيكون فقط كافيا لعشرات السنين إن لم يعاد تعويضه (Kononova, 1966) .



شكل (٨٦) : دورة الكربون في الطبيعة المسارات الأساسية يشار إليها بالخطوط المجوز .

ويمكن أن يعاد ثاني أكسيد الكربون إلى الهواء الجوى كناتج نهائي لتنفس النباتات والحيوانات ، من تحلل الحجر الجيري وصخور أخرى ؛ كنتيجة لهياج بركاني ؛ من حرق الفحم ، البترول ، الغاز ، أو المواد الأخرى . والمصدر الأعظم ، على أي حال ، هو من تنفس الكائنات الحية الدقيقة ، التي تمتد حوالى ٨٠ ٪ من ثاني أكسيد الكربون المطلوب لنباتات الكرة الأرضية . ويقدر ما تغله الكائنات الحية الدقيقة في التربة من ثاني أكسيد الكربون بحوالى ٦٣ × ١٠^٩ طن سنويا ، ويخص الفطريات حوالى ١٣ ٪ من هذه الكمية (Kononova, 1966) .

والمواد الأخرى ، مثل النيتروجين ، الكبريت ، الفوسفور ، البوتاسيوم ، الكالسيوم ، والحديد تتطلبها النباتات الخضراء وهى تمتص فى صورة غير عضوية وتحولها النباتات إلى مركبات عضوية . ومثل الكربون ، تدور هذه المواد الكيميائية خلال أشكال غير عضوية وعضوية .

الفطريات المتربة فى التربة : Saprophytic Fungi in the Soil

من القسم السابق ، يلاحظ أن دورات الطبيعة تنشأ أساسا من خلال النباتات الخضراء ذاتية التغذية . والنباتات تمثل الكيماويات غير العضوية وتحولها إلى مركبات عضوية تستخدمها الكائنات الأخرى ؛ وفى النهاية ، تعود المركبات العضوية إلى الصورة غير العضوية بواسطة الكائنات الحية الدقيقة المسببة للتحلل . وهذه الدورات توجد فى البحيرات ، الأنهار ، المحيطات ، وعلى الأرض . وتشترك الفطريات فى التحليل فى جميع هذه الظروف ، ولكن الكمية الأكبر من التحلل بواسطة الفطريات تحدث فى التربة .

والتربة هى وسط معقد ، يتكون من معادن غير عضوية ومخلفات عضوية تخدم كروابط لقنوات وثقوب تحتوى على الماء والهواء . والطبقات التحتية الملائمة للفطريات المسببة للتحلل متوفرة فى التربة . فجذور النباتات تتخلص من أنسجتها الخارجية ، تفرز موادا عضوية (أساسا الكربوهيدرات ، الأحماض الأمينية ، الفيتامينات ، والأحماض العضوية) ، كما يسقط النبات أوراقه وأفرعه الميتة فوق التربة . ومحاصيل السماد الأخضر مثل البرسيم وبقايا المحاصيل غير المحصودة تحترق أسفل التربة . وتهاجر الحيوانات خلال وفوق التربة تاركة موادها الخارجاجية ، أنسجتها الانسلاخية الخارجاجية ، الشعر والريش

المتساقطين ، وأخيرا أجسادها عندما تأتيها المنية . إن هذا الكم الهائل من المادة العضوية يقدم كغذاء مباشر وغير مباشر لكائنات التربة الدقيقة الغزيرة نباتية كانت أو حيوانية . وفى تقدير لأعداد الكائنات الحية الدقيقة فى ١ جم من تربة خصبة وجد :

بكتريا حقيقية	٦١٠	إلى	٩١٠
أكتينومييسيتات	٥١٠	إلى	٦١٠
حيوانات أولية	٤١٠	إلى	٥١٠
طحالب	١١٠	إلى	٣١٠
فطريات	٤١٠	إلى	٥١٠

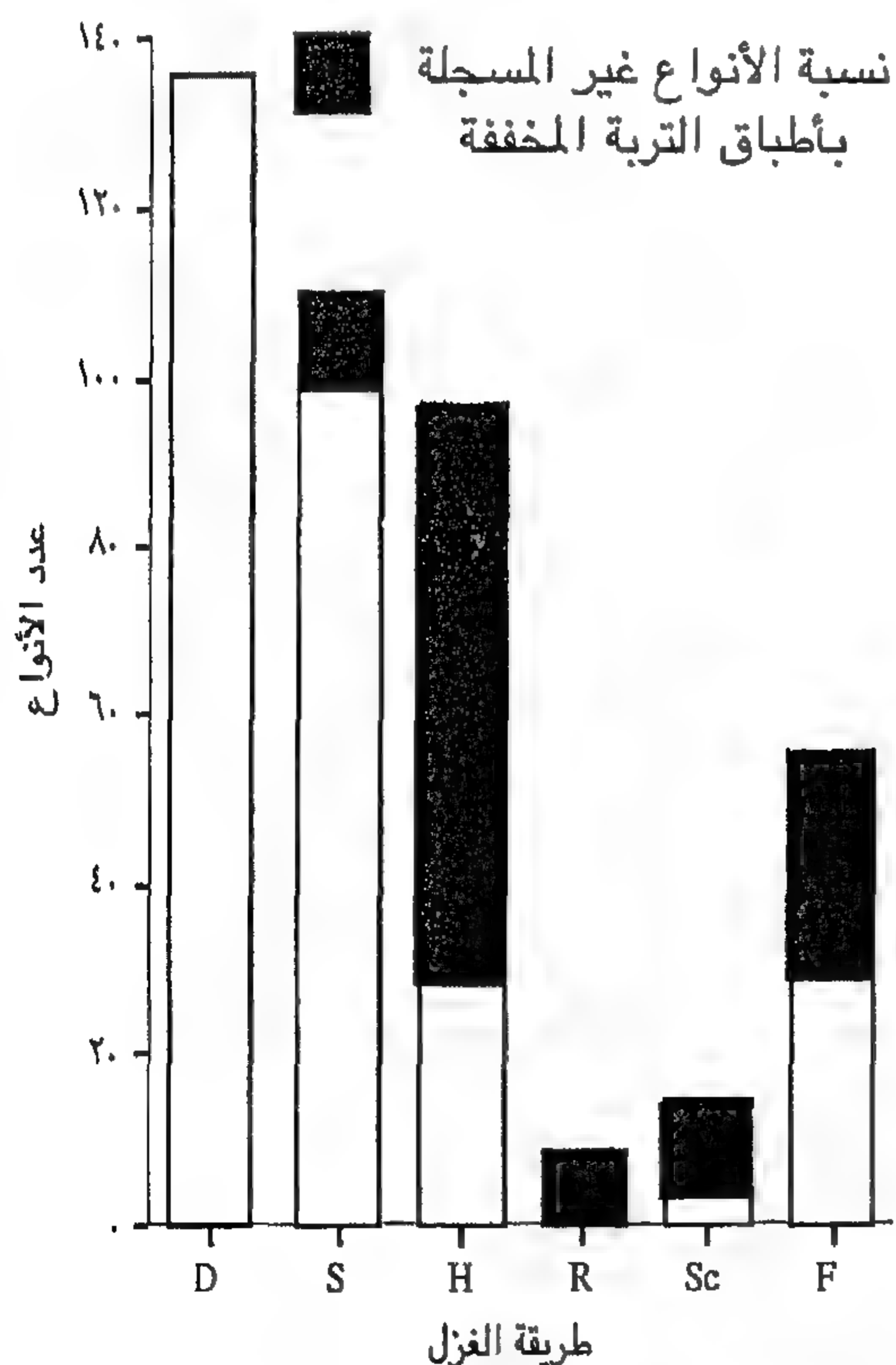
ولم يتضمن هذا التقدير حيوانات التربة الأكبر مثل الديدان الشعبانية ، ديدان الأرض ، الحلم ، النمل ، أو الديدان الأخرى ومفصليات الأرجل .

طرق دراسة فطريات التربة : Methods for Study of Soil Fungi

قد يرغب باحثى فطريات التربة فى تقدير مدى النشاط الميسليومى فى التربة (الأنواع الموجودة) والتوزيع النسبى للفطريات فى التربة . ومثل هذه التقديرات تكون ضرورية لدراسة تأثيرات معاملات التربة (مثل إضافة الجير أو الأسمدة) ، التغيرات الموسمية ، إرتباطها بالجذور ، أو أنواع التربة المختلفة . والرؤية المباشرة للفطريات فى التربة تقابل بصعوبات مثل عمل تحضيرات ميكروسكوبية فى بيئة غامقة وعدم الانتظام الذى توجد فيه الجراثيم أو التراكيب التكاثرية . وقد قدمت طرق عديدة وعالية التخصص لدراسة فطريات التربة ، ولكن كل طريقة تعتبر عالية التخصص لطرز معينة من الفطريات كما يمكن استخدام عدة طرق

مشتركة للتوصل إلى صورة تقريبية لنشاط أحد فطريات التربة فى وقت معين (شكل ٨٧) . وفيما يلى بعض التقنيات المستخدمة .

	طريقة العزل						العدد الكلى للأنواع
	الأطباق المخففة	أطباق واركب	مكان العزل				
			خيوط فطرية	أشكال جنود	أجسام حجرية	أجسام تكاثرية	
فطريات ذنبية	١٨	١٧	١١	٠	٠	١١	٢٦
فطريات أسكية (قرصية)	٠	٠	٠	٠	٣	٤	٥
بقية الأسكية	٨	١٠	٣	٠	١	٥	١٨
فطريات بازيدية	٠	٠	٨	٨	٧	٢١	٣٠
فطريات ناقصة	٨١	٦٠	٦١	٠	٢	٤٢	٩٥
ميسليوم عقيم	٢٩	٢٣	٥٩	١	٢	٠	٨٥
العدد الكلى للأنواع	١٣٥	١١٠	٩٧	٩	٢٥	٥٦	-



شكل ٨٧ : مقارنة بين الفطريات المتحصل عليها من تربة حقل قمح باستخدام تقنيات عزل مختلفة : (a) الأعداد النسبية للفطريات فى كل مجموعة ؛ (b) أعداد الفطريات المتحصل عليها والجزء النسبى للأنواع التى اختلفت عن تلك المعزولة بطريقة أطباق التربة المخففة .

- D = أطباق التربة المخففة .
 S = أطباق التربة لواركب .
 H = الغزل من الخيوط الفطرية
 R = الغزل من أشكال الجنود .
 Sc = العزل من الأجسام الحجرية .
 F = العزل من التراكيب التكاثرية .

طريقة شريحة الملامسة لروسى - كلودنى : Rossi-Cholodny Contact

Slide Method : من التقنيات المفيدة لدراسة كائنات التربة النباتية الدقيقة بتوزيعها الطبيعي فى التربة ، أو مكانها ، هى طريقة شريحة الملامسة لروسى - كلودنى . تدفن شريحة ميكروسكوب زجاجية فى التربة وتترك فى مكانها لعدة أيام أو أسابيع . تأتى الكائنات الحية الدقيقة وتتصل بالشريحة فتلتصق بها ، وبعد الوقت المقرر ، تنزع الشريحة من التربة ، تجفف بالهواء ، تثبت بحرارة هادئة ، تشطف لإزالة جزئيات التربة ، وتصبغ . وتمثل الفطريات الموجودة هذه التى أتت لتتصل بالشريحة خلال الفترة التى طمرت فيها . ويمكن تقدير التغيرات فى تعداد الفطريات بطمر عدد من الشرائح ، والتى تنزع على فترات أثناء زمن الاختبار . وطريقة روسى - كلودنى هى مفيدة بصورة خاصة لتقدير غزارة الميسليومات الفطرية فى الأراضى المختلفة وعند أوقات مختلفة . وبسبب النقص العام فى التراكيب التكاثرية المتكونة ، فهذه الطريقة ليست مفيدة فى تعريف فطريات التربة .

الأطباق المخففة Dilution Plates : استخدمت طريقة المزرعة على نطاق

واسع لحصر كائنات التربة الدقيقة ، خاصة بغرض التعريف . والتقنية العادية هى تحضير محلول تربة مخفف وذلك برج كمية معلومة من التربة فى ماء معقم أو بيئة وعمل تخفيفات متعاقبة منها لتصل إلى تركيز نهائى مثل ١ : ١٠٠ ، ١ : ١٠٠٠٠ . يوضع ١ ملل من التخفيف فى طبق بترى ، يصهر الآجار (ويبرد لدرجة فوق التصلب مباشرة) ويضاف ، يحرك الطبق لتوزع العينة جيداً . فتكون الجراثيم وأجزاء الميسليوم موزعة خلال البيئة وتنمو لتعطى مستعمرات متجرثمة يمكن تعريفها . وعادة تحمض البيئة ، أو يضاف إليها مادة مثل

ستربتومايسين أو روز بنجال لوقف النمو البكتيرى . ويختلف تركيب البيئة من آجار مائى بسيط إلى بيئة يضاف إليها طبقة تحتية خاصة مثل السليلوز الذى يلائم نمو الفطريات المحلة للسليلوز ، مع استبعاد غيرها فالفطريات المعزولة تتحدد غالبا بتركيب البيئة ، ولا توجد بيئة واحدة تلائم نمو جميع فطريات التربة . وهذه الطريقة مفيدة ، ولكن لا يمكن الاعتماد عليها للحصول على حصر فعلى لنشاط الميسليوم فى التربة حيث لا يوجد فاصل بين مستعمرة نمت من ميسليوم نشط وأخرى نمت من جرثومة ساكنة . وإضافة إلى ذلك ، فإن بعض الفطريات مثل *Aspergillus* ، *Penicillium* تتجرحم بغزارة فى التربة ، وعند زراعة عينة التربة فى وجود مثل هذين الفطرين ، فإن نوعيهما سيكونان ممثلين بصورة عالية رغم أن تواجدهما فى التربة فى صورة ميسليوم يكون بسيطا . فالمعروف أنه توجد علاقة طردية بين عدد مرات ظهور الفطر فى المزرعة ومقدرته على البقاء فى التربة تحت الظروف المدروسة . وهذا لا يعتبر دليلا صادقا لما يوجد فى الطبيعة . وتظهر أفراد الفطريات الديتيرية بكثرة فى أطباق التربة المخففة ، فى حين نادرا ما تظهر الفطريات البازيدية والفطريات غير المتجرحمة (ذات الميسليوم العقيم) بالرغم من أنها ذات انتشار واسع فى التربة .

أطباق التربة لواركب Warcup Soil Plate . تفشل الطريقة السابقة غالبا فى إظهار الفطريات غير المتجرحمة ذات الميسليوم العقيم (مثل *Rhizoctonia solani* لأن أجزاء الميسليوم تتعلق بحبيبات التربة التى تستبعد . ويمكن أن تحور الطريقة القياسية للتخفيف بوضع كمية بسيطة من التربة فى طبق بترى فارغ ، ثم تسحق ، وتصب عليها بيئة مبردة . وهذه الطريقة عموما تشبه السابقة وهى تناسب أيضا الأنواع ذات الجراثيم الثقيلة . كما أنها أبسط فى الاستخدام .

العزل المباشر Direct Isolation : تفشل التقنيات السابقة فى إظهار الفطريات البازيدية ، رغم أن النظرة السريعة للثمار البازيدية العديدة تشير إلى وجود ميسليوماتها فى التربة . وقد وجد Warcup (1951 a, 1959) أنه يمكن الحصول على الفطريات البازيدية فى مزرعة عن طريق إنبات أجسامها الحجرية أو بواسطة زراعة أجزاء من أشكال الجذور .

فطريات التربة : The Soil Fungi

توجد الفطريات بغزارة فى الأربع بوصات العلوية من التربة ويتحدد وجودها فى الاثنى عشر بوصة العلوية . وتتناقص أعدادها وأنواعها بزيادة العمق . وتحتوى البوصات الست العلوية من الأراضى الزراعية ٦٠٠٠٠ رطل / هكتار من المادة العضوية الجافة وهى تحتوى على ٣٠٠ رطل وزن جاف من ميسليوم الفطر (Nicholas, 1965) .

إن معظم أنواع الفطريات من الكيتريدات وحتى الأجاريكات ، من المترمّمات إلى المتطفلات على النبات والحيوان (بما فى ذلك الانسان) ، ومن المفترسات لحيوانات التربة إلى المتكافلات التى تكون الميكوريزا يمكن أن تكتشف فى وقت واحد أو غيره فى التربة . أى أنه يوجد تمثيل لجميع المجموعات الفطرية فى التربة . وتلك التى تعزل بتردد عال هى أفراد من الفطريات الديتيرية وغالبا *Trichoderma* ، *Penicillium* ، *Aspergillus* .

والقليل من فطريات التربة تعيش مترممة ، والتربة هى موطنها لذلك . والبعض الآخر من الفطريات تمر بالتربة كمرحلة انتقالية لحين غزو العوائل النباتية أو الحيوانية التى تتطفل عليها . وهذه الفطريات الانتقالية قد لا تكون قادرة على

البقاء فى التربة عند غياب عوائلها أو تستطيع البقاء فى صورة رمية لدورة محدودة . وتستطيع الفطريات الانتقالية غالبا استعمار الطبقة التحتية فى التربة مؤقتا ولكنها لا تكون قادرة على المنافسة بنجاح مع فطريات التربة الأصلية . وتتمثل فطريات عديدة فى التربة كتراكيب ساكنة ؛ وهذه تشمل الجراثيم الاسبورانجية ، الكونيدية ، الجراثيم البيضية ، والجراثيم الأسكية ويحتمل الجراثيم البازيدية ، الجراثيم الكلاميدية ، والأجسام الحجرية . ووجود الكثير من هذه الفطريات فى التربة يكون كنتيجة ما فهى لا تلعب دورا هاما فى الأنشطة الترممية فى التربة . وتظهر فطريات التربة النشطة أحيانا فى صورة تراكيب ساكنة مماثلة ، ولكن عند نقص الغذاء .

وتتشابه ظروف الكمون للفطريات المختلفة فى التربة ، ويوجد نشاط فطرى بسيط نسبيا عند غياب مصدر الغذاء المتاح . والطبقة التحتية الملائمة غالبا صغيرة جدا لدرجة تصل إلى ليفة سليوز واحدة فهى تكفى نمو كائنات التربة الدقيقة . وكثير من مثل هذه الطبقة التحتية ، يحتوى كل منها على كائنات دقيقة ، توجد فى التربة كرداء ثلاثى الأبعاد وتتبعثر فى ثقب بيئية منفصلة . ويوجد فراغ بين الثقوب البيئية المنفصلة تكون فيه الفطريات غير نشطة أو كامنة (Garrett, 1955) . وتشمل التراكيب الفطرية فى المساحات الأقل نشاطا الجراثيم ، الجراثيم الكلاميدية ، الأجسام الحجرية ، أشكال الجذور ، والميسليومات (غالبا ميتة أو غير نشطة) . وعندما تتوفر طبقة تحتية ملائمة ، تتحول التراكيب الفطرية الكامنة إلى النشاط فى الحال ؛ تستعمر الطبقة التحتية ، تتغذى عليها ، وتنهكها ؛ ثم تصبح كامنة مرة أخرى (Garrett, 1951; Warcup, 1967) . ويقل الميسليوم عندما لا تكون المواد الغذائية متاحة ، جاعلا البقاء متوقفا على تكوين الجراثيم الكامنة (Lockwood, 1964) .

التثبيط الفطرى : Fungistasis : بغياب الطبقة التحتية الملائمة ، يبقى ميسليوم الفطر وجراثيمه بصفة عامة فى حالة كمون . ويوجد هذا الكمون بتأثير واسع ويسمى (تثبيط الفطر بالتربة) . وقد وجد التثبيط الفطرى تقريبا فى كل أنواع التربة (باستثناء بعض الحالات فى التربة العميقة ، الأراضى عالية الحموضة ، أو الأراضى المعرضة لدرجات الحرارة المنخفضة) . والتثبيط الفطرى يمكن أن ينعكس بإضافة مواد عضوية محللة جاهزة مثل الجلوكوز أو بنمو الجذور فى المنطقة وما يتبعها من افراز مواد عضوية بواسطة الجذور . وتفرز الجذور أنواعا مختلفة من المركبات العضوية ، متضمنة الأحماض الأمينية ، السكريات الذائبة ، والفيتامينات . وفى مثل هذه الحالة العكسية للتثبيط لفطرى ، تنبت جراثيم الفطر وينتشر النمو الميسليومى النشط ثانية .

ويصاحب التثبيط الفطرى تلك التربة التى تحتوى على كائنات حية دقيقة نشطة . فتعقيم التربة يضر بالتثبيط الفطرى ، وبالتالي يمكن إعادته بإضافة كمية من تربة غير معقمة . وهذه الأراضى التى تفتقر إلى التثبيط الفطرى هى تلك التى لا تحتوى على تعداد ميكروبي كاف . ويفترض أن التثبيط الفطرى هو نتيجة للنشاط الميكروبي العام فى التربة وليس بالضرورة ناتج عن مجموعة ائناات دقيقة خاصة .

وتوجد معرفة قليلة أو موافقة تتعلق بميكانيكية التثبيط الفطرى . من ليكانيكيات المحتملة أن الكائنات الحية الدقيقة تتنافس على الغذاء المطلوب بواسطة جراثيم الفطر وأن إنبات جراثيم الفطر يثبط حتى تصبح المواد الغذائية متاحة بإضافة طبقة تحتية جديدة أو من الجذور (Lockwood, 1964) . وفى إقتراح عكسى أن التثبيط الفطرى ينتج من تجمع المواد الضارة التى تنتجها

كائنات التربة الدقيقة (Jacson, 1965; Park, 1960) أو أن المثبطات المتخصصة تنتج بواسطة الكائنات الحية الدقيقة (Park, 1967; Watson and Ford, 1972). والمواد الطيارة مثل الأسيتالدهيد ، الايثانول ، والايثلين تنتجها فطريات التربة فى المزرعة وهى تثبط إنبات الجراثيم ، مما دعى بعض الباحثين لاقتراح أن المثبطات هى مواد طيارة تنتج بواسطة الفطر وكذلك البكتريا (Gray, 1967). ويفترض (Watson and Ford 1972) أن التثبيط الفطرى يستمر بواسطة المثبطات الطيارة ذات المصدر الميكروبي أساسا ولكنه أيضا يعتمد على عوامل غير حيوية (ربما درجة الحموضة أو الحديد أو كربونات الكالسيوم ومحتوى كل منها فى التربة) ، وأن هذا التثبيط ينطلق بمنشطات ، والتى هى أساسا حيوية الأصل وتكون فى الغالب موادا غذائية ولكنها أيضا قد تكون موادا طيارة تنطلق بواسطة جذور النبات .

العوامل المؤثرة على النمو فى التربة Conditions Affecting Growth in Soil

Soil . تتضمن العوامل التى تؤثر على نمو الميسليوم فى التربة الحرارة ، الرطوبة ، ثانى أكسيد الكربون ، الأكسجين ، والحموضة .

ورطوبة التربة هى أحد القياسات البيئية المعقدة حيث تشمل الماء الحر وكذلك الرطوبة النسبية . وتؤثر مستويات الرطوبة فى التربة بصورة غير مباشرة على تهوية التربة ، تحرك المحاليل ، وانتشار المواد الغذائية أو المثبطات (Griffin, 1969) . وتقاوم الفطريات عموما نطاقا واسعا من ظروف الرطوبة فى التربة ، ولكن إذا أصبحت رطوبة التربة فى مستوى منخفض جدا ، فإن كلا من الماء الحر المتاح والرطوبة النسبية سيختزلان ، مما ينتج عنه نشاط فطرى بسيط أو معدوم . ويتم تثبيط الأنشطة الفطرية عموما بمستويات رطوبة نسبية أقل من

٧٥٪ وتلائمها الرطوبة النسبية العالية قرب ١٠٠٪ (Griffin, 1963) . وإذا أصبح مستوى الماء الحر عال جدا (للحد الذى يمنع التهوية) ، فإن عدد الميسليومات النشطة يختزل أيضا . وهذا التأثير الخاص بنقص التهوية هو بالغ على الفطريات الهوائية ولكنه قد يكون بسيطا على أنواع عديدة ، مثل البعض الذى يكثر فى الأراضى الغدقة . وقد يتم اختزال مماثل فى التهوية بواسطة الالتصاق الشديد لحبيبات التربة (بناء التربة) .

وتعتبر فطريات التربة غير حساسة نسبيا لاختزال الأكسجين ، ويطراً عليها تغير بسيط فى معدل النمو حتى ينخفض تركيز الأكسجين إلى حوالى ٤٪ من حجم الغاز . وبعد الوصول إلى هذا المستوى ، تستجيب الأنواع الفطرية بصورة مختلفة للانخفاض الأكثر (Griffin, 1972) .

وتركيز ثانى أكسيد الكربون فى فراغ التربة يكون عادة بين ٠.٢ ، ٠.٢٠٠٢ . وحدة فراغ ولكن قيم ١٠. وحدة فراغ أو أكثر يمكن أن توجد فى الأعماق السحيقة أو فى التربة ذات محتوى الماء العالى (Griffin, 1972) . وتكون التركيزات العالية من ثانى أكسيد الكربون مصاحبة للضغط النسبى المنخفض من الأكسجين . وفى دراسة على فطريات تنشأ من مستويات مختلفة أسفل سطح التربة ثبت أن تلك الموجودة فى المستويات السطحية من التربة تكون غير مقاومة لثانى أكسيد الكربون ، فى حين تلك المعزولة من الأعماق بحيث يمكن لثانى أكسيد الكربون أن يتجمع تكون أكثر مقاومة لمستويات ثانى أكسيد الكربون العالية .

ودرجات الحرارة يمكن أن تختلف كثيرا فى التربة . وتتأثر درجة حرارة التربة بالمحتوى الرطوبى ، الانحدار ، اللون ، وطبيعة المحاصيل التى تنمو عليها .

وكقاعدة ، يوجد تباين يومية فى درجة الحرارة ، إذ تحدث درجات الحرارة الدنيا عند الفجر ودرجات الحرارة القصوى بعد الظهر بساعة أو ساعتين . والتباينات اليومية تكون واسعة جدا وتصل إلى ٢٥°م فى المنطقة المعتدلة . والتغيرات الموسمية يمكن أن تكون حتى أكثر من ذلك . وفطريات التربة عموما تقاوم التذبذب الواسع فى درجات الحرارة . ويحتمل أن تكون هذه المقاومة أساسا ذات تأثير وضعى ؛ بمعنى ؛ أن هذه الفطريات التى تقتلها درجات الحرارة المتطرفة عند مستوى واحد (مثل التجميد عند السطح) قد حل محلها فطريات أخرى تبقى عند مستويات مختلفة حيث درجات الحرارة أقل تطرفا (Raney, 1965) . والفطريات عادة تكون نشيطة فى الطبقات الدوبالية حتى أثناء شهور الشتاء ، بالرغم من أن نشاطها يتناقص إلى حوالى ٤٣ ٪ من المستوى فى الصيف (Waid, 1960) . وقد تستجيب الفطريات لتأثيرات درجات الحرارة والرطوبة النسبية مشتركين : فعلى سبيل المثال ، يمكنها البقاء لمدة أطول فى تربة ذات درجة حرارة عالية جدا (٥٦°م) إذا كانت الرطوبة النسبية منخفضة (٨٥ - ٩٠ ٪) عنها إذا كانت الرطوبة النسبية أعلى (١٠٠ ٪) (Chen and Griffin, 1966) .

والفطريات كمجموعة يمكنها مقاومة مدى واسع من درجات الحموضة (pH) ، ولكن البعض يمكن أن يوجد فى التربة القلوية أو التربة الحامضية . وتؤثر درجة حموضة التربة على كمية المواد الغذائية المتاحة ، ولكنه ليس معروفا ما إذا كان هذا التأثير معنويا على فطريات التربة . وتغيير درجة حموضة التربة بإضافة الجير يؤدي بالتالى إلى تغيير نشاط الفطريات .

التضاد بين كائنات التربة الدقيقة Antagonism between Soil Microorganisms : إن فطر التربة يكون متقاربا جدا مع كائنات التربة الدقيقة الأخرى ، وتقدر قابليته للمعيشة في التربة جزئيا عن طريق علاقاته البيئية المتداخلة مع صور الحياة الأخرى في التربة . وهذه العلاقات المتداخلة هي غالبا علاقات تضادية antagonistic في الطبيعة . وينتج التضاد عندما يضار واحد أو أكثر من الكائنات المشتركة في العلاقة المتداخلة أو يقل نشاطه . وفي حالة فطريات التربة ، يمكن للتضاد أن يأخذ شكل الإيذاء ، التضاد الحيوى ، أو المنافسة .

التحلل (التحطيم) : Exploitation : يمكن أن يهاجم فطر التربة مباشرة بواسطة كائنات متطفلة أو مفترسة . وقد تسبب البكتيريا موت الميسليوم وهي المسؤولة غالبا عن الاختفاء المبكر لميسليومات الفطر في التربة . وتستطيع بعض فطريات التربة التطفل على فطريات أخرى في المزرعة (أنظر الفصل السادس) ، ولكن مدى حدوث هذا التطفل في الطبيعة غير معروف . وإضافة لما سبق ، فإن أفرادا مختلفة من حيوانات التربة تتغذى على الفطريات في التربة .

التضاد الحيوى : Antibiosis : تحور الفطريات البيئة بإفراز نفايات أيضية أو ناتجات جانبية (نواتج ضارة) . هذه النواتج الأيضية الجانبية في العادة ذات تركيب خطير وقوى ، وبتراكزاتها العالية قد تكون سامة للفطر الذى ينتجها أو أى من كائنات التربة الدقيقة الأخرى التى تكون حساسة لها (شكل ٨٨) . وهذه الظاهرة عموما تعرف باسم التضاد الحيوى . والنواتج الأيضية التى تسبب التضاد الحيوى متباينة وتشمل (١) ثانى أكسيد كربون التنفس ، الكحول ، الأحماض ، وأى مركبات بسيطة أخرى ذات التأثير غير التخصصى ؛

(٢) المضادات الحيوية ، وهى نواتج جانبية ذات وزن جزيئى عال (وغالبا حمض ضعيف) ، وبعضها له تأثيرات سامة خاصة على الكائنات الحية الدقيقة القابلة للإصابة . والتضاد الحيوى قد يخلق بيئة سامة بصفة عامة ، ولهذا السبب ، يكون تضاديا لبعض الفطريات الموجودة . وتكون درجة التضاد الحادثة هى حالة مقاومة كبيرة لكائنات فردية وقدرتها على الصمود فى هذه الظروف السامة وبالتالي تناسب انتشار كائن ما . والتضاد الحيوى لا يكون بالضرورة محصلة نواتج تضادية متخصصة ، رغم أنه كذلك فى بعض الحالات . ويختلف التضاد الحيوى عن التثبيط الفطرى فى أن تأثيرات التضاد الحيوى تكون محدودة ومتخصصة عادة ، ولكن التثبيط الفطرى يكون واسع الانتشار وعمما .

المضادات الحيوية : Antibiotics : تنتج المضادات الحيوية بواسطة البكتيريا ، الأكتينومييسيتات ، والفطريات وهى يمكن أن تكون سامة لأفراد من أى مجموعة . وإنتاج المضادات الحيوية غزير بين الفطريات وهى تحدث فى قليل نسبيا فى الفطريات الدنيئة ولكن فى كثير من الفطريات الأسكية ، البازيدية ، والديتيرية . وغالبية الفطريات المنتجة للمضادات الحيوية تتبع فطريات التربة ، حيث تعطى هذه الفطريات أولوية بيئية فى العادة . ويمكن عزل المضادات الحيوية بكميات بسيطة من عينات التربة ولكن يمكن أن يلغى نشاطها بالتغيير فى درجة الحموضة ، امتصاصها على الطين أو الدوبال ، أو تحطيمها بواسطة كائنات حية دقيقة (Gray, 1976) . ودور المضادات الحيوية فى التنافس سيناقش بصورة مكتملة فى القسم التالى .

والفطريات التى تنتج مضادات حيوية فعالة ضد البكتيريا يمكن عزلها من التربة كما يلى : يلحق طبق بترى به آجار ببكتيريا ويسمح لها بالنمو لمدة ١٢ -

٢٤ ساعة ؛ بعد ذلك تضاف حبيبات التربة إلى الطبق . فنلاحظ أن الفطر المنتج للمضادات الحيوية (الفعالة ضد البكتيريا المختبرة) يتحدد عندما يتوقف نمو البكتيريا المحيطة بهيفاته النامية ، وتنتج منطقة خالية من النمو حول الهيفات . تؤخذ أجزاء الهيفات وتزرع منفصلة .



شكل (٨٨) : التضاد الحيوى بين الفطر *Trichoderma lignorum* (يسار) والفطر *Mucor heterogamous* (يمين) . ينتج الفطر *T. lignorum* مضادا أو مضادات حيوية تثبط نمو الفطر *M. heterogamous* ، ناتجة فى منطقة واضحة بنمو بسيط حيث يلتقى الفطران .

وتعتبر معظم المضادات الحيوية سامة لنطاق واسع من الكائنات الحية الدقيقة ، كما أن منتج المضاد الحيوى نفسه قد لا يكون منيعا لتأثيراته ولكنه يملك مقاومة عالية له . والعديد من المضادات الحيوية سامة لمجموعة أو طرز محددة فقط من الكائنات . وتشمل طرز السمية (١) سمية متخصصة للبكتيريا الموجبة لصبغة جرام ، (٢) سمية شبه متخصصة للبكتيريا المقاومة للأحماض ، وتؤثر على البكتيريا الموجبة لصبغة جرام عند الجرعات العالية ، (٣) سمية متخصصة للفطريات .

وقد تأخذ مقاومة الكائنات الحية الدقيقة للمضادات الحيوية مسارات متعددة : (١) قد ينتج الكائن إنزيما من شأنه تحطيم المثبط ؛ (٢) إنتاج مواد أيضاية تضاد أو تعادل تأثيرات المضاد الحيوى ؛ (٣) وضع من مسارات التخليق الحيوى بحيث لا يتم تثبيطها بالمضاد الحيوى ؛ (٤) وضع من العوائق قد يمنع حركة المضادات الحيوية إلى داخل الخلية . ويعتقد أن الوضع الأخير هام جدا فى الفطريات خاصة .

ويناقش الإنتاج التجارى للمضادات الحيوية فى الفصل الثامن .

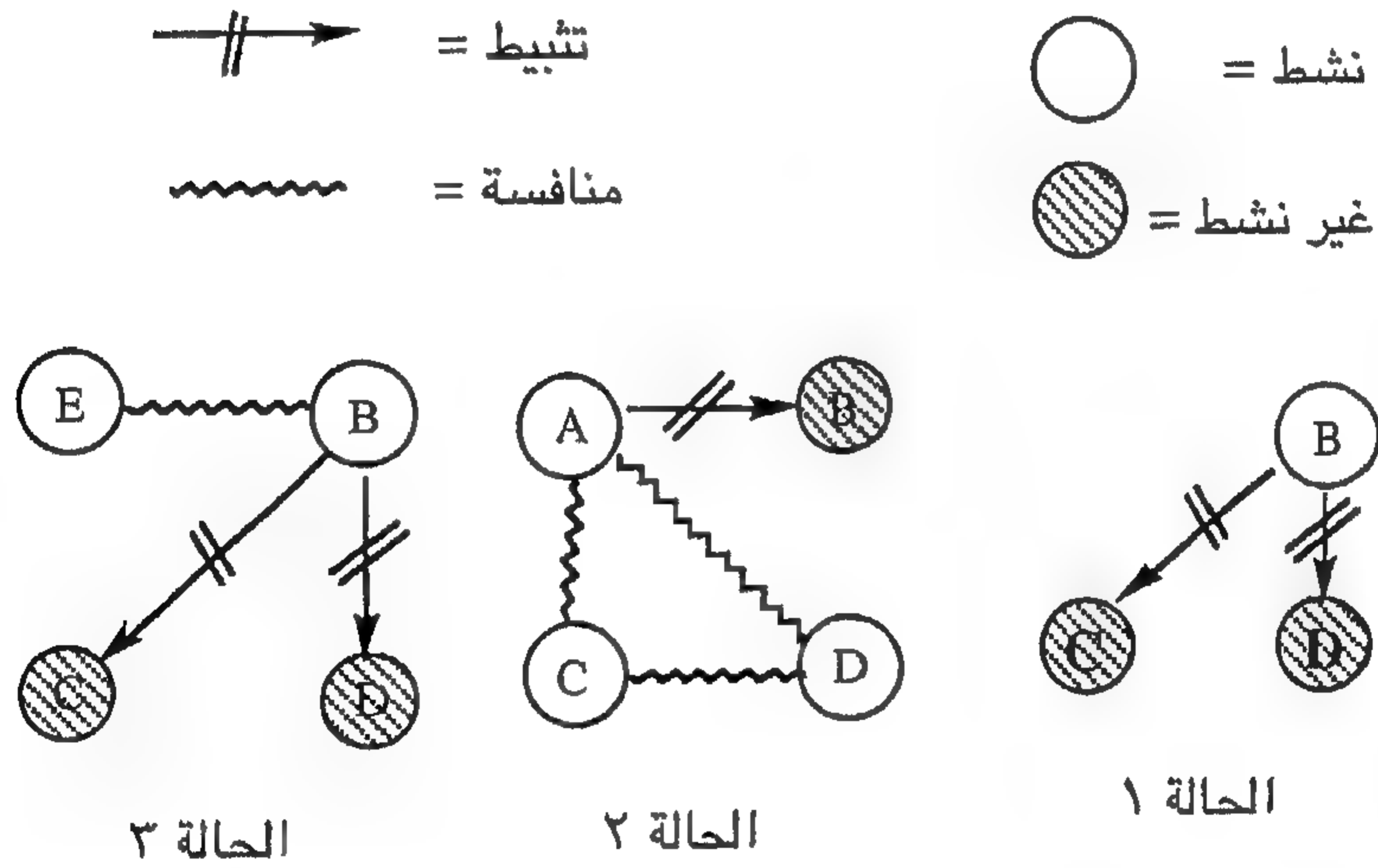
التنافس : Competetion : عندما تظهر إحدى عوامل البيئة قصورا فى الامداد ؛ ولا يمكنها أن تفى بحاجة جميع الكائنات الموجودة ، ستحاول الكائنات الحصول على كم كاف من هذا العامل لتدعيم ذاتها . وتسمى هذه الرغبة الملحة بين الكائنات لعامل ما بالتنافس . وفى أغلب الأحيان تتنافس فطريات التربة على مصدر غذاء ، وبذلك يكون التنافس فى صورة حرص خاص على استعمار الطبقة التحتية . ويمكن أن تتحول هذه اللعبة المتداخلة إلى حالة تضادية إذا حدد أو

أوقف أحد الأنواع عن النمو ، فى حين أن الند فى حد ذاته لا يكون تضاديا بالضرورة .

والمقدرة الفسيولوجية لفطر لى ينافس بنجاح من أجل طبقة تحتية يمكن أن يطلق عليها مصطلح المقدرة الترممية التنافسية competitive saprophytic ability (Garrett, 1950, 1963) . والمنافسة على الطبقة التحتية تكون غير مباشرة ، وعادة تأخذ شكل تكشف النمو أو القدرة على مجابهة الظروف السائدة فى التربة . والخواص التى تعطى فطرا القدرة التنافسية الملائمة هى : (١) سرعة نمو عالية وسرعة إنبات الجراثيم فى وجود الطبقة التحتية ، (٢) كفاءة أيضية عالية فى انتاج الانزيمات واستهلاك الطبقة التحتية ، (٣) القدرة على انتاج مواد (تشمل المضادات الحيوية) ذات سمية لكائنات التربة الدقيقة الأخرى ، (٤) ودرجة مقاومة عالية للتضاد الحيوى . ويجب أن يملك المنافس الناجح أى توافق من هذه العوامل ، ولكنه من المحتمل أيضا أن يمتلك صفة واحدة منها على الأقل . ومع ذلك ، فلا يوجد عامل محدد واحد يعتبر هو المؤثر على انتشار الكائن فى التربة . فالانبات السريع للجراثيم ، معدل النمو السريع ، والقدرة على الاستهلاك السريع للمواد الغذائية المتاحة هى العوامل ذات الاعتبار فى أن الفطر يمكنه الوصول إلى مصدر الغذاء أولا وأنه سيحصل على أكبر قدر منه . ورغم أن انتاج النواتج الجانبية السامة هو إفراز يوجد فى ناتجات المنتج ، إلا أنه يعطى الفطر أولوية عن طريق ابقاء الكائنات الأخرى بعيدة . وبنفس الطريقة ، فإن المقاومة للمواد السامة تعنى ببساطة أن الكائن لا يمكن منعه عن الغذاء بمنتجات المواد السامة .

ورغم أن انتاج المضاد الحيوى مفيد جدا لفطر ما ، فليست هذه الحالة دائما .

ففى الطبيعة يوجد تداخل بين عدد كبير من الكائنات وفى الغالب ينشأ نظام دقيق من الإختبارات والتوازنات بحيث تحدد مدى نشاط أى كائن منها . فمقدار الفائدة من إنتاج مضاد حيوى للفطر (A) ؛ يمكن أن تتحول فى الطبيعة بواسطة : (١) الأعداد النسبية للكائنات الحساسة للمضاد الحيوى الذى ينتجه الفطر (A) ؛ (٢) الأعداد النسبية للكائنات التى تستطيع تثبيط الفطر (A) وما إذا كانت حساسة أم لا للمضاد الحيوى الذى ينتجه الفطر (A) ؛ (٣) نسبة الفطريات التى تخلص منها الفطر (A) والتى تخلصت بالتالى من تضاد الفطر (A) (Park, 1960) (أنظر شكل ٨٩) .

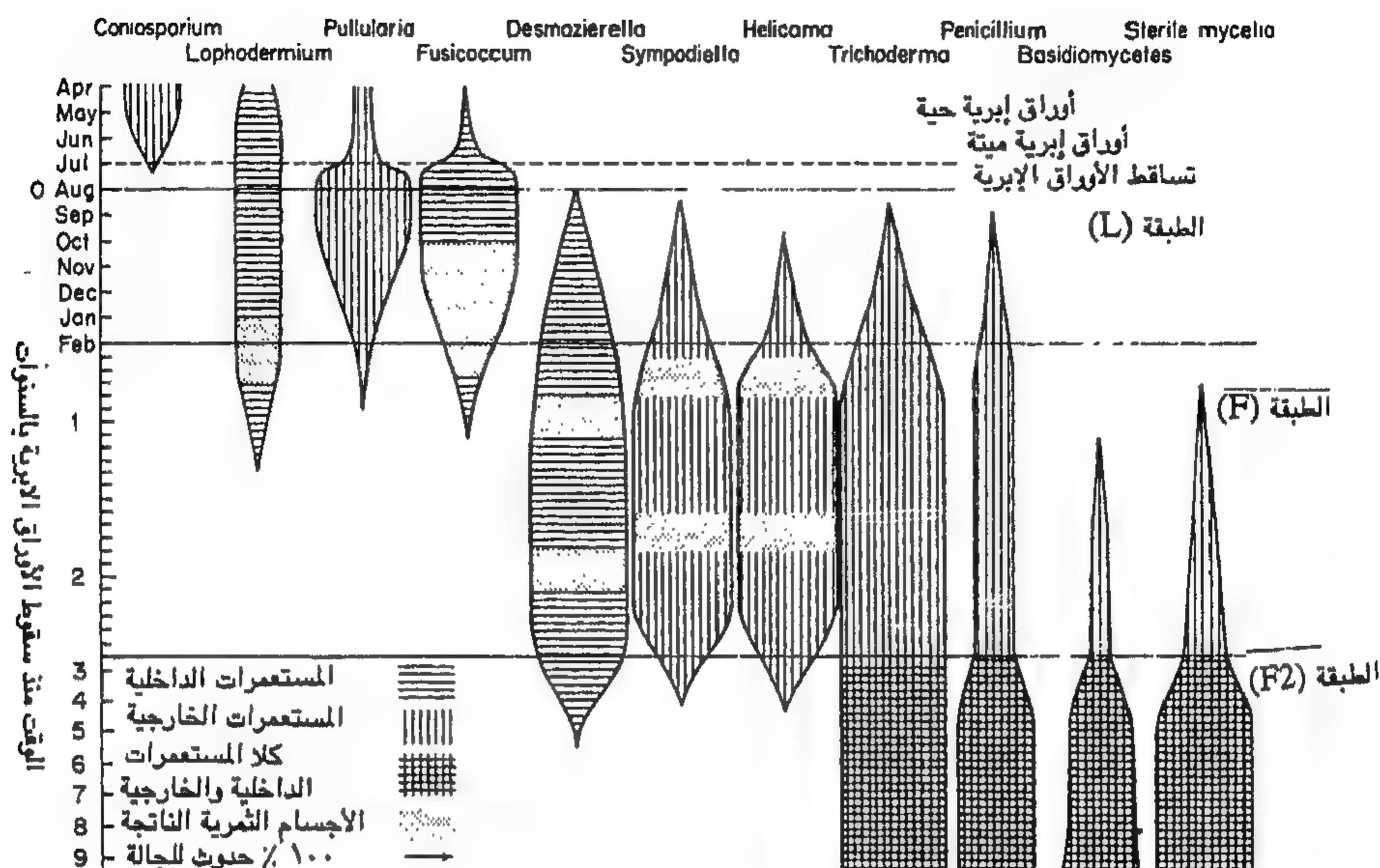


شكل (٨٩) : أوضاع إفتراضية بحيث لا يكون إنتاج المضاد الحيوى ذو قيمة للمنتج ، A ؛ يمين ، منتج المضاد الحيوى A غائب ومنتج المضاد الحيوى B تخلص من المنافسين الحساسين C ، D ؛ الوسط ، منتج المضاد الحيوى A يصل ، يتخلص من المنافس الحساس B ، والآن يجب أن يتنافس مع كل من غير الحساسين C ، D ؛ يسار ، كائن E غير منتج لمضاد حيوى ، فى نفس الوضع مثل A فى الوسط ، يجب أن يتنافس مع B فقط .

استعمار الطبقة التحتية وتتابعها : Substratum Colonization and Succession : كان سبق الأولوية فى دراسة استعمار الطبقة التحتية وتتابعها للعالم Garrett (1951, 1963) . والموضوعات والمصطلحات الموجودة فيما يلى هى مأخوذة من أعماله .

عند إعادة تجديد النشاط ، يكون الفطر قادرا علي إختراق وتحليل أى من المواد الغذائية فى الطبقة التحتية التى يمكنه استخدامها . وطالما كانت المادة الغذائية التى يستطيع استهلاكها كافية ، فإن الفطر ينمو بنشاط ؛ ولكنه سيتحول إلى الصورة الكامنة عندما تستهلك هذه المواد الغذائية بصفة خاصة . وقد يبقى فى الطبقة التحتية موادا غذائية عديدة يمكن لفطريات أخرى استهلاكها ، ويجب أن تستعمر هذه الفطريات الطبقة التحتية حينئذ وتستهلك ما بها من مواد غذائية يمكنها استخدامها . وسيستمر تعاقب الفطريات هذا حتى تتحلل الطبقة التحتية تماما أو تنهك (شكل ٩٠) . وكأساس ، يشابه تعاقب الفطريات على الطبقة التحتية تعاقب النباتات الراقية على الأرض لأنه فى كل من الحالتين تتغير الكائنات بتغير الظروف البيئية . وعلى عكس تعاقب النباتات الراقية ، فإن تعاقب الفطريات يفرغ الوسط ويجعله أقل كفاءة لنمو كائنات أخرى ، فى حين تعاقب النباتات الراقية يحسن الوسط باستمرار ويجعله أكثر ملائمة لنمو نباتات أخرى .

ويحدث تعاقب الفطريات بصورة شائعة فى الطبيعة ويمكن ملاحظته على الأجزاء النباتية التى تبقى وقتيا فوق الأرض (الأشجار الميتة القائمة أو السوق العشبية) ، أو على سطح الأرض (كتل الأخشاب ، أغلفة الثمار ، الأوراق) ، أو التى توجد نشأتها داخل التربة (الجزور) (Hudson, 1968) .



شكل (٩٠) : تعاقب الفطريات على أوراق الصنوبر *Pinus sylvestris* في كومة ، توضح نسبة تواجد كل جنس وعلاقتها المؤقتة . يلاحظ أن الفطريات السكرية غير موجودة في هذا التعاقب .

وتعتبر الفطريات بصفة خاصة هامة في تحطيم بقايا النباتات ، ولهذا السبب فإن تعاقب الفطريات على طبقة تحتية لنبات لها أهمية خاصة . وفي نفس الوقت يحدث تعاقب بكتيري وحيوانات التربة على الطبقة التحتية على طول الخط مع الفطريات . وعادة يبدأ التعاقب الفطري حتى قبل حدوث الموت . وعلى عكس الحيوانات ، فإن النباتات عادة لا تموت موتاً مفاجئاً باستثناء حالات الحوادث مثل الفيضانات أو الحريق ، ولكن جذورا أو أفرعا فردية تموت كما أن الأوراق

تتساقط . وبخلاف الموت المفاجئ ، فإن النبات يدخل فى فترة تدهور تدريجى ، ربما بسبب مهاجمة طفيل نباتى على التخصص أو ظروف النمو غير الملائمة . وفى هذه الحالات ، يكون النبات مريضا أو يدخل فى مرحلة موت تدريجى . والأنسجة عالية القابلية لأن تغزوها فطريات غير متخصصة نسبيا كطفيليات . وحقيقة لا يوجد نسيج نباتى مسن خال من الطفيليات ، كما هو الحال فى الجذور الميتة أو حتى فى أوراق الخريف قبل سقوطها ، وحتى تلك الأجزاء المنعزلة من النبات قد تكون مريضة . ويموت النبات كلية أو جزء منه ، فإن الطفيل قد يعيش ترمميا . وفى جميع الحالات تقريبا ، تكون الطفيليات هم الغزاه الرواد أو الأوائل للطبقة التحتية للنسيج النباتى .

والفطريات السكرية Sugar fungi توجد إما فى نفس الوقت مع المتطفلة أو تليها فى التعاقب بعد ذلك ، وهى التى تغزو فجأة الطبقة التحتية بعد تمام موت النبات ، والتى توجد فى أو على التربة .

والفطريا السكرية عادة هى أفراد من الميوكورالات وذات قدرة على أيض السكريات المتاحة وكذلك المركبات الكربونية البسيطة . وتتنافس هذه الفطريات الغازية ليس فقط على مصدر الكربون ولكن أيضا على الأكسجين المتاح والمواد الغذائية الأخرى مثل النيتروجين ، الفوسفور ، والبوتاسيوم . وهذه الفطريات يمكنها أن تسود البيئة لأن جراثيمها تنبت سريعا عند وجود طبقة تحتية كما أن خيوطها الفطرية ذات معدل نمو سريع ، وينتج عن كليهما انفجار مفاجئ فى النشاط . وفى النهاية تقضى هذه المجموعة على نفسها من فوق الطبقة التحتية لأنها حساسة لتجمع نواتج أيضها الجانبية ، وخاصة ثانى أكسيد الكربون . ويتبع ذلك تكوين التراكييب الكامنة وأطوار الراحة . وتشير حالة من *Pythium*

mamillatum أن هذه الفطريات يمكن أن يتحدد نموها فى المراحل الأولى من الاستعمار وقبل تجمع نواتج الأيض السامة . فالفطر *P. mamillatum* يستعمر طبقة تحتية بكر ، ولكن استعمارة يتقهقر إذا كانت الطبقة التحتية قد استعمرت قبله (Barton, 1960) .

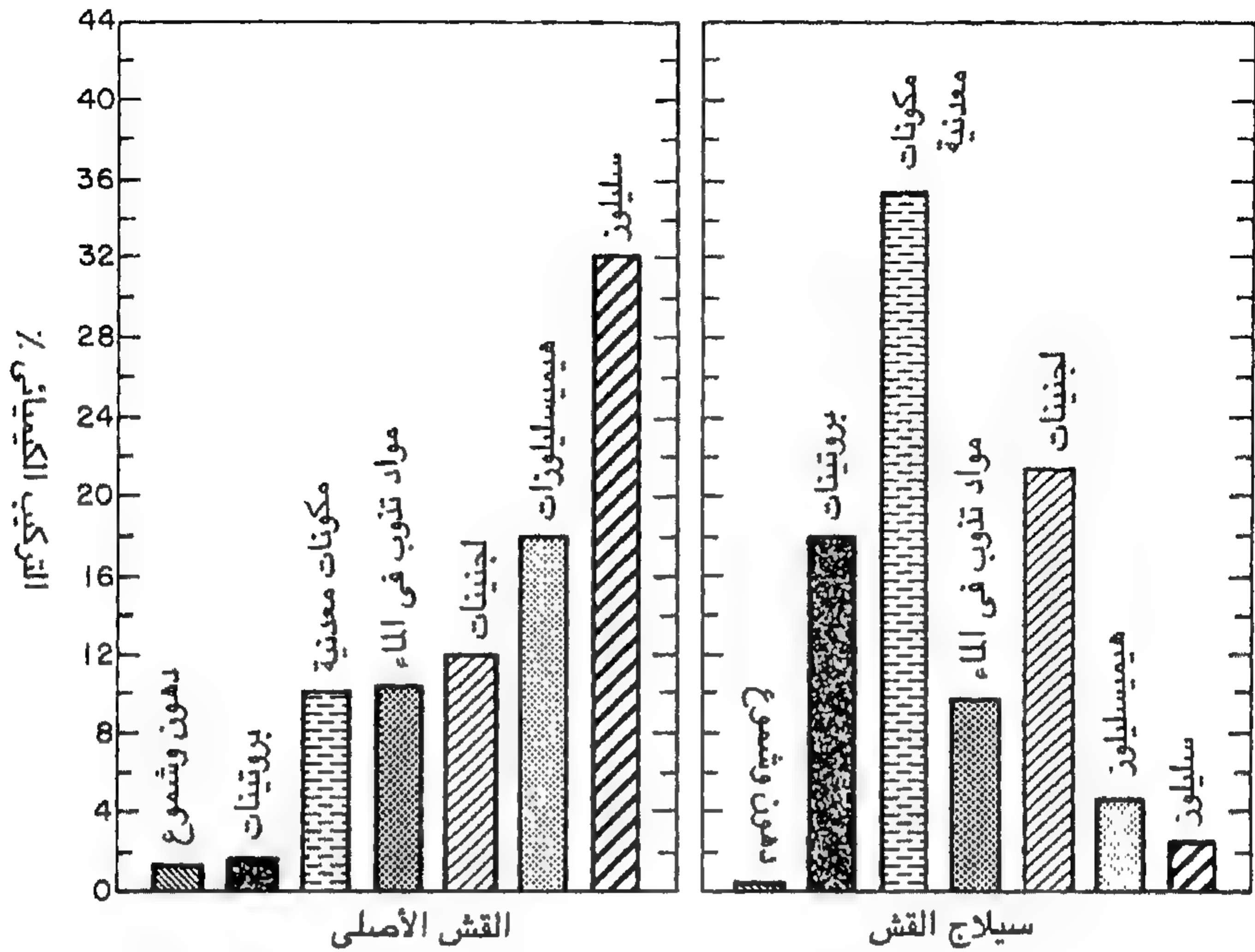
وتتكون المرحلة التالية من التعاقب من الاستعمار بواسطة الفطريات المحلة للسليولوز والتي قد تتداخل مع الفطريات السكرية أو تعقبها . والفطريات المحلة للسليولوز هى دائما فطريات بازيدية ، ولكنها أيضا تشمل الكيتريدات وأفراد من الفطريات الديتيرية والفطريات الأسكية . وليس لهذه الفطريات أفضلية فى التنافس على طبقة تحتية تفتقر نوعا ما للسكريات البسيطة المتاحة المجهزة والمواد الغذائية مثل النيتروجين . فمحلات السليولوز تقوم بتحليل جزئى السليولوز الى سيللوبيوز ثم إلى جلوكوز ، الذى يمكنها تمثيله . ويحدث التحليل المائى للسليولوز خارجيا ، وتصبح الصور الأبسط حرة بالقرب من الميسليوم قبل امتصاصها وتمثيلها . وعديد من الفطريات السكرية الثانوية لا تكون لها القدرة على تكسير السليولوز ، فهى تبقى قريبة من الفطريات المحلة للسليولوز وتتغذى على الكربوهيدرات البسيطة على طول الخط مع محلات السليولوز . ويمكن للفطريات السكرية الثانوية ومحلات السليولوز أن يكونا السابقين فى استعمار الطبقة التحتية الحديثة ولكنهما لا يستطيعان المنافسة مع خاصية الاستعمار السريع التى تملكه الفطريات السكرية الأولية . والفطريات فى هذه المرحلة من التعاقب يقل نموها بانهاك الغذاء المتاح .

والمادة السائدة التى تترك بعد قلة نمو الفطريات المحلة للسليولوز هى اللجنين . واللجنين هو المكون الأساسى للدوبال (يكون ٣٠ - ٦٠ ٪ منه ، مقارنة بنسبته فى النبات الأصل ١٠ - ٣٠ ٪) ويتجمع اللجنين لأنه لا توجد إلا فطريات

قليلة نسبيا ذات المقدرة القوية على تحليله ؛ وجميعها من الفطريات البازيدية الراقية (شكل ٩١) . ويوجد تنافس بسيط نسبيا في هذه المرحلة من التعاقب حيث أن الطبقة التحتية خالية فعلا من الغذاء الجاهز الذى يمكن الحصول عليه بواسطة فطريات أخرى ، وبذلك تعطى فطريات اللجنين الأفضلية . وقد تتقاتل فطريات اللجنين من أجل نقص الغذاء عن طريق تكوين جهاز ميسليومى كثيف والذى يمكن أن ينتقل الغذاء خلاله من جزء لآخر أو من قاعدة غذائية لأخرى . وعلى العكس من الفطريات السكرية قصيرة العمر والتي تصبح كامنة لحين توفر الغذاء ، فإن محلات اللجنين (وبعض محلات السليلوز) تكون إما أذرا ميسليومية أو أشكال جذور ؛ والتي تسافر نشطة من طبقة تحتية لأخرى . ومن الحالات الفريدة التى يمكن لفطر محلل اللجنين أن يؤسس نفسه مبكرا هي فقط ومع صعوبة تأتى مع الفطر *Agaricus brunnescens* . وتجاريا ، ينمو الفطر *A. brunnescens* فقط على السماد الأخضر (السيلاج) الذى يكون فى المراحل المتأخرة من تحله ؛ إذ تزداد نسبة اللجنين وتتناقص المواد القابلة للتحلل (سكريات ، هيميسليلوزات الخ) ، وبذلك يصبح السيلاج غير ملائم للمنافسات المحتمل وجودها (شكل ٩١) .

تلف المواد بواسطة الفطريات : Deterioration of Materials by Fungi

إن الكثير من المواد المستخدمة بواسطة الإنسان لصناعة منتجاته هي من أصل نباتي أو حيواني . وهذه تتضمن الخشب ومنتجات الأخشاب ، الورق ، القطن ، والصناعات الصوفية ، والجلود ، والمنتجات الغذائية . وأى من أجزاء النبات أو الحيوان المستخدمة لصناعة هذه السلع تلتقى بالفطريات كثيرا فى الطبيعة ، وأى من هذه المنتجات يمكن أن يدعم النمو لفطريات رمية إذا كانت الظروف البيئة مناسبة . وبالإضافة ، فقد لا تكون المنتجات المصنعة الأخرى ناتجة



شكل (٩١) : مقارنة بين التركيب الكيميائى لقش الشوفان والسيلاج المحضر منه .

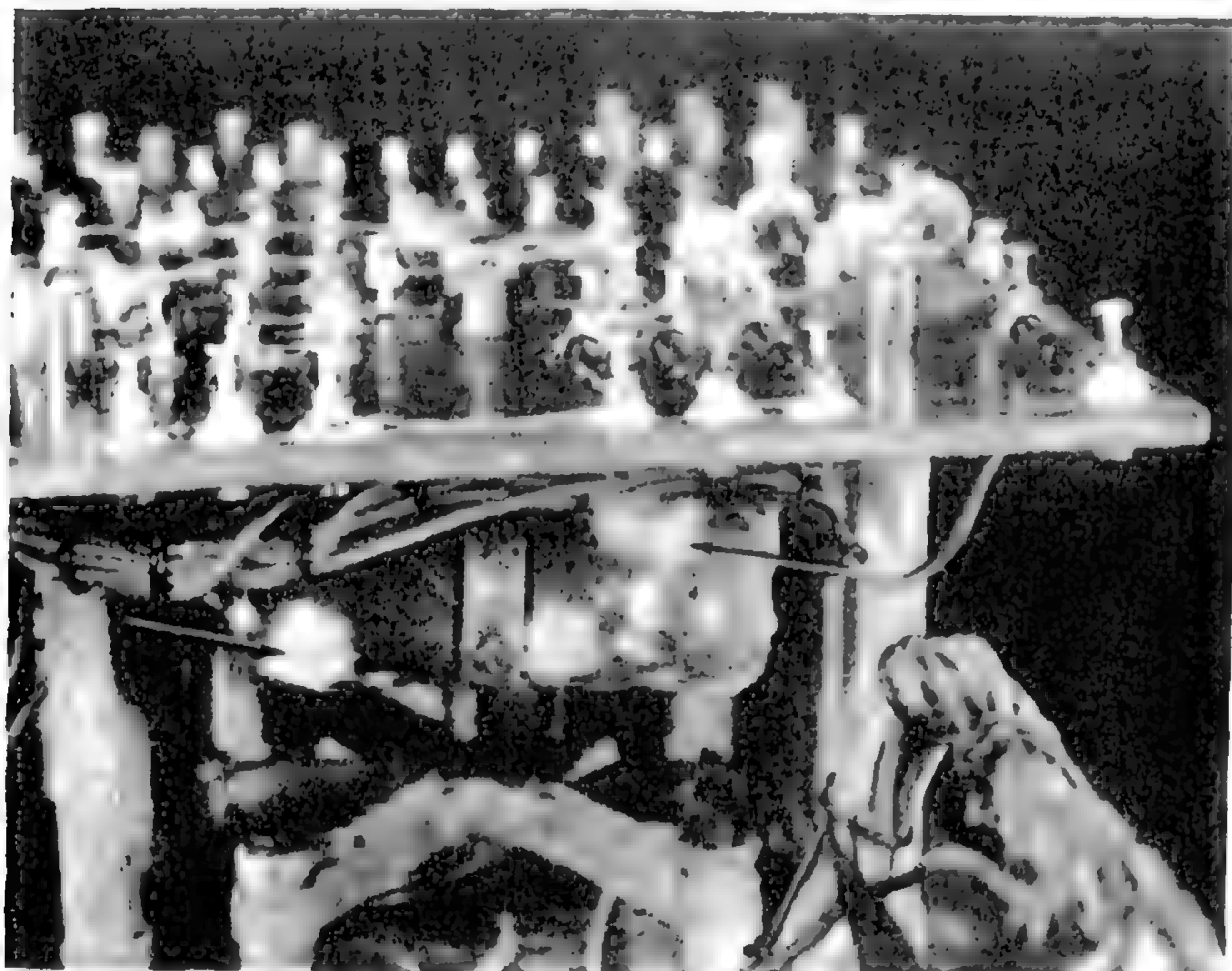
مباشرة عن جزء نباتى أو حيوانى ولكنها ومع ذلك تدعم نمو فطريات رمية .
والمنتجات من هذا النوع تشمل البلاستيكات والألوان .

ونمو الفطريات على هذه المنتجات هو علاقة بين الطفيل والطبقة التحتية ، حيث
تهاجم الفطريات البضائع التى يمكنها تقديم الغذاء طالما سادت ظروفًا بيئية
مناسبة . وعموماً ، فهجوم الفطر يناسبه رطوبة نسبية عالية أو رطوبة غزيرة
ودرجات حرارة دافئة . والكثير من البضائع - عموماً - تكون الرطوبة النسبية
المنخفضة العادية والرطوبة فقط كافيين لوقف النمو الفطرى .

لقد توصلنا إلى أن نمو الفطريات الرمية يؤدي إلى التحلل في الطبيعة وأن تحلل المواد الطبيعية ضرورى لإزالة المنتجات التالفة (القمامة) ولإعادة دورة مكونات هذه المواد . وبنفس الطريقة ، فإن تحلل بضائع البشر التي غالبا تجد طريقها للالقاء في المهملات يكون ضروريا لإزالة المنتجات الحضرية . إن الفطريات والكائنات الحية الدقيقة الأخرى تلعب دورا في تحلل الورق ، البلاستيك ، والمواد الأخرى التي يستخدمها الإنسان . وعلى أى حال ، فإذا وجدت الفطريات الرمية طريقها للسلعة التي لم تستبعد ، فإن التلف ينشأ . ويمكن تعريف التلف بأنه اختزال في الخواص المفيدة لهذه البضائع بسبب تحللها الجزئى .

ودور الفطريات فى اتلاف البضائع شهير منذ زمن بعيد . فمن الأمور الطبيعية مشاهدة زغبا أو أعفانا (عادة أحد أفراد الفطريات الديتيرية) على الأحذية أو الكتب التي تركت فى مكان رطب أو أن تلاحظ ثمرة بازيدية على كتلة خشبية عطبة . وأثناء الحرب العالمية الثانية ، أصبح التلف بواسطة الفطريات فى المناطق الاستوائية مشكلة خطيرة جدا لدرجة أن اهتماما أكثر إتجه إلى هذا الموضوع . لقد كانت فرقا عسكرية كثيرة موجودة فى هذه المناطق حيث كانت الرطوبة عالية ، المطر دائم الانهمار ، ودرجات الحرارة العالية سائدة . وناسبت هذه الظروف النمو الممتع للفطريات على جميع أنواع السلع . ولقد حطمت الفطريات وأتلفت قماش الخيام ، البضائع الجلدية مثل الأحذية والحقائب ، الملابس ، صناديق التخزين ، الأجهزة الكهربائية (شكل ٩٢) ، المنتجات المطاطية والبلاستيكية ، والأجهزة البصرية . إن فطر «الكيروسين» *Cladosporium* ، كانت له القدرة على النمو على خزانات وناقلات الكيروسين كما سبب تآكل الألومنيوم

(Hendey, 1964) . وفى حالات كثيرة ، لم يكن ظاهرا نمو الفطر على المنتج ، رغم أنه كان المسئول غالبا عن خمول الجنود . وفى حالات أخرى ، كانت البضائع غير صالحة للاستخدام .



شكل (٩٢) : نمو فطرى (الأسهم) على جهاز كهربائى .

يتضح من المقطع السابق أن الفطريات يمكن أن تسبب تلفا لأنواع عديدة من المواد . والضرر الناجم عن الفطريات هو مشكلة شائعة على الخشب والمنتجات الخشبية ، الورق ، الملابس ، والأغذية . وفيما يلي تفصيل ذلك .

الأخشاب ومنتجاتها Wood and Wood Products

تشكل الغابات أحد مصادر الثروة الطبيعية الهامة للإنسان ، ويدخل الخشب فى صناعات عديدة للإنسان لا يمكن حصرها . ومن طرز المواد التى تتأثر بالفطريات ، نجد أن الكم الأكبر من الضرر يحدث للأخشاب فى صورة أخشاب البناء ، الأخشاب الخام ، أو المنتجات الخشبية تامة التصنيع ، بما فيها الورق . ويحدث التلف بواسطة الحشرات ، الحلم ، الثاقبات البحرية فى الماء المالح ، ولكن الفطريات هى أخطرهما جميعا .

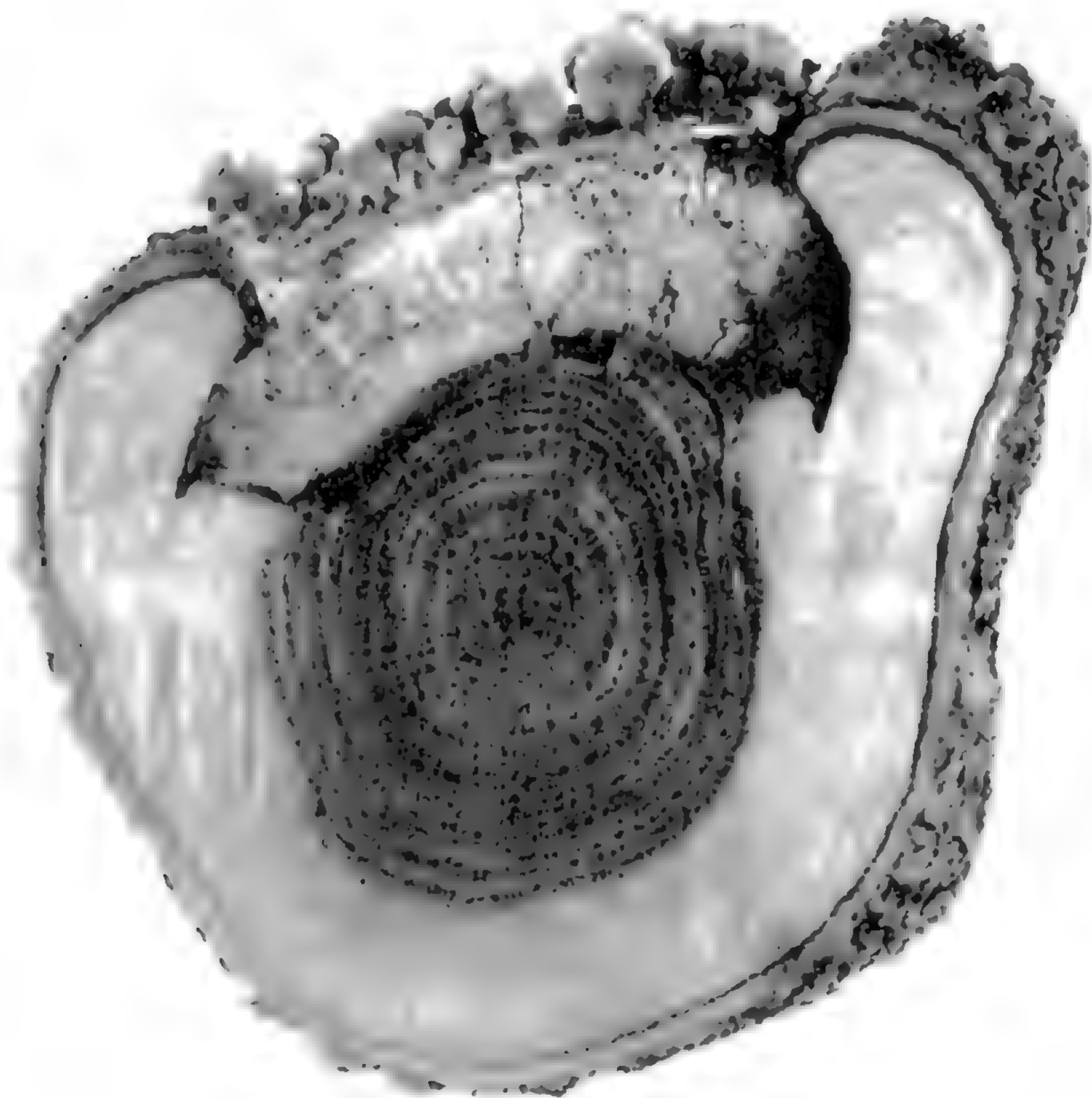
تهاجم الفطريات الخشب الصمى فى الأشجار الحية القائمة . وهذه الفطريات مترممات فهى تهاجم وتحلل الخشب الصمى غير الحى فى الأشجار ، والذى لا يدخل فى وظائف الخشب الرخو الحى . ومثل هذه الأشجار المصابة تكون ضعيفة البناء وتواجه موتا مبكرا بسبب تحطيم الخشب الصمى . وفى أى حالة ، يشق الخشب الصمى المصاب فلا يكون مناسباً أو مفيداً . والفطريات التى تهاجم الخشب الصمى هى الفطريات البازيدية ، وعادة الأفيلولوفورالات ؛ ويجب أن تقسم إلى (١) فطريات «العفن البنى» التى تزيل الكربوهيدرات التركيبية (السليولوز والهيميسليولوز) وتترك اللجنين غير متغير نسبيا ، (٢) فطريات «العفن الأبيض» التى تهاجم اللجنين أساسا ولكنها أيضا تزيل كمية بسيطة من كربوهيدرات البناء ، مؤدية إلى ابيضاض الخشب .

والخشب الخام ، فى صورة كتل أو ألواح يجهز بالتجفيف بالهواء أو فى فرن لتخليصه من الرطوبة الزائدة . والكتل والألواح الخشبية تكون عرضة للمهاجمة بواسطة عدد كبير من الفطريات ، خاصة أثناء المراحل الأولى من التجهيز

بالتجفيف بالهواء بينما لا يزال الخشب ذو محتوى عالى من الرطوبة . ويتم التجفيف بالهواء عادة بتجميع الخشب فى الخلاء . ويجب أخذ الحيطة فى ترتيبه بحيث يسمح بمرور الهواء بحرية خلاله وأن يرفع عن الأرض قدر الامكان . وإذا تجمعت الرطوبة ، سواء بين الخشب أو قرب الأرض ، فإن الظروف الملائمة لنمو الفطريات تتولد . والفطريات التى تنمو تحت هذه الظروف هى عادة الفطريات الديتيرية والأسكية التى تعيش على محتويات الخلية وتسبب غالبا تغير اللون (صبغ) للخشب . والصبغة قد تكون صفراء ، بنية ، أو زرقاء وقد يكون اللون نتيجة إما لميسليوم الفطر داخل الخشب أو للنواتج الجانبية الملونة . ومن هذه الفطريات ماينتج مستعمرات ظاهرة (بشكل العفن) على الخشب دون تلوينه ، وهذه يمكن إزالتها ببساطة . والخشب الذى تم غزوه بأى من طرز هذه الفطريات الظاهرة يمكن أن يستخدم فى مختلف الأغراض ، باستثناء تلك التى تكون مرئية باستمرار (مثل الأثاث الخ) أو إذا كانت بقايا الميسليوم أو الجراثيم ستلوث الغذاء . وإضافة لما سبق ، فقد يتم غزو الخشب بواسطة الفطريات البازيدية المسببة للتحلل والتى تحلل الخشب ، جاعلة إياه غير مرغوب فى أغراض البناء . وعموما تتشابه الفطريات التى تهاجم الخشب فى فسيولوجيتها لتلك التى تسبب عفن القلب ، ولكنها كائنات مختلفة . والخشب الرخو يكون عرضة للتحلل فى هذه المراحل (شكل ٩٣) .

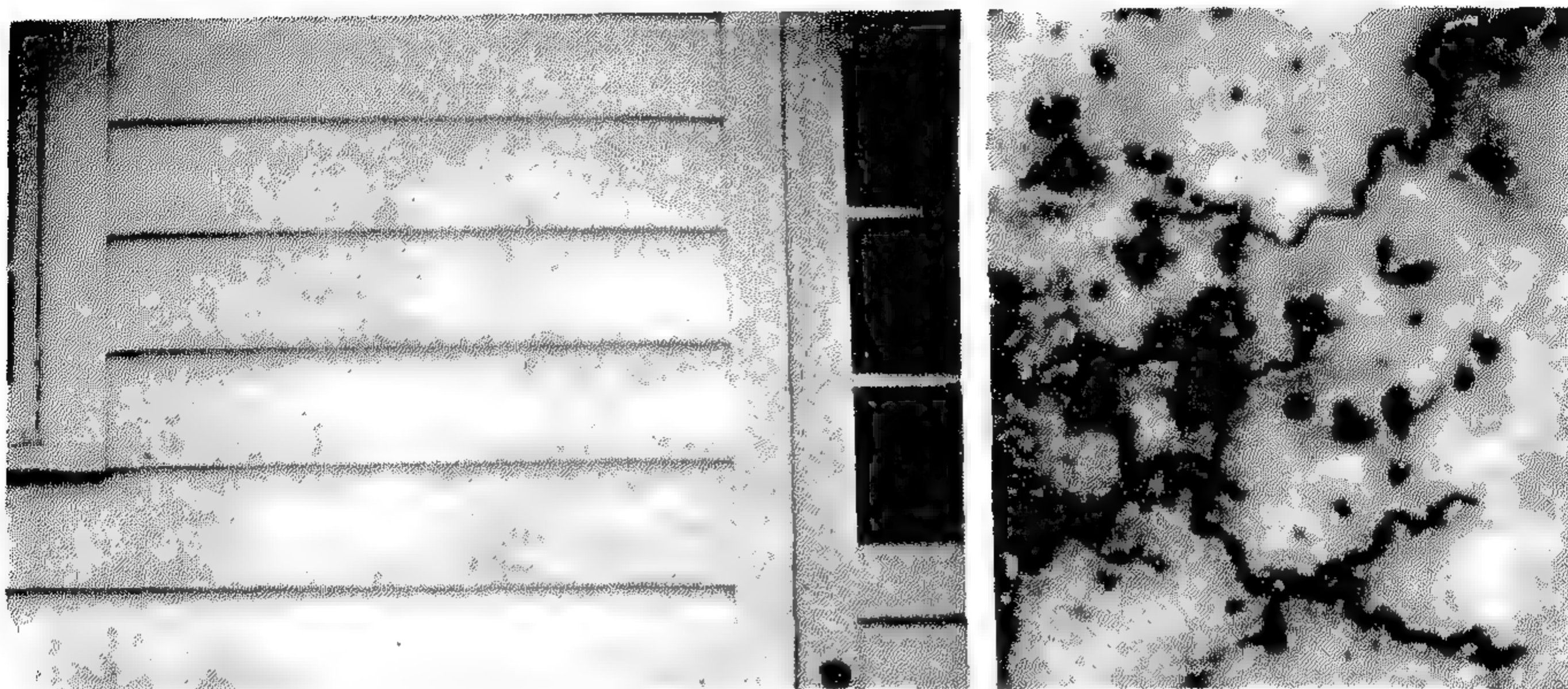
وتتناقص القابلية للهجوم الفطرى عندما يصبح المحتوى الرطوبى للخشب أقل من النقطة التى يكون فيها الماء الحر داخل الخلية قد ذهب ، عادة بين ٢٥ - ٣٠٪ محتوى رطوبى . وباستكمال التجفيف حتى ٢٠٪ رطوبة أو أقل ، يكون الخشب فى العادة منيعا لهجوم الفطريات . والاستثناءات لما سبق هى (١) الغزو

بفطريات العفن الجاف ، مثل الفطر *Merulius lacrymans* ، الذي ينقل الماء من الطبقة التحتية الرطبة إلى ميسليومه ، مسببا عطب الأخشاب القائمة في الأبنية ؛ (٢) الخشب الذي طمر في الماء أو الطين حيث تسود ظروف لاهوائية ، كدعامات الكبارى على القنوات ، فيمنع نمو الفطر .



شكل (٩٢) : عفن على كتلة بلوط خشبية تسبب بواسطة الفطر *Polyporus versicolor* . لاحظ الثمار البازيدية على سطح الكتلة الخشبية والخشب الرخو المتعفن في المنطقة التي تم اختراقها بواسطة الميسليوم .

وبخصوص الكثير من المنتجات الخشبية التى ستظل طبيعيا تحت ظروف جافة (مثل علب التغليف ، الأثاث ، والخشب المستخدم داخل الغرف) فليس هناك ما يدعو لمعاملات أخرى بجانب التجهيز بالتجفيف لمنع التحلل بواسطة الفطريات . فنمو أى ميسيليوم متبقى يتوقف طالما ظل المحتوى الرطوبى تحت ٢٠٪ ، رغم أنه يمكن أن يصبح نشطا إذا ما توفرت رطوبة كافية . أما الخشب المستهدف لاستخدامات عديدة بحيث سيكون معرضا لرطوبة نسبية عالية ورطوبة حرة (خاصة بجوار الأرض) يتطلب معاملة اضافية بمادة كيميائية حافظة لمنع التحلل . وفى عام ١٩٥١ ، عومل ٢٨٩ مليون قدم مكعب من الخشب فى الولايات المتحدة (Hunt and Garrat, 1953) . ويجب أن تتضمن المعاملة إضافة سريوسوت القطران البارد تحت ضغط للخشب الذى سيستخدم متصلا بالأرض أو الماء (مثل أعمدة التليفون ، أعمدة الأسوار ، روابط قضبان السكك الحديدية ، دعائم الأبنية ، الخ) . وتعتبر المعاملة بزيت سريوسوت هى أكثرها تأثيرا لمنع التحلل ، ولكن لا يمكن استخدامها فى الحالات التى ستدهن أو فى الأماكن التى تعرض فيها الأشياء لسببين الرائحة والمظهر . أما الأماكن التى يمكن استخدام مثل هذا الخشب فيها فهى عربات السكك الحديدية ، الأجزاء المعرضة للهواء ، القوارب ، وأعمدة الأبنية . ومن المعاملات الفعالة هى إضافة خليط من ٥٪ خامس كلوريد الفينول pentachlorophenol ، ٩٥٪ حامل زيتى إلى الخشب ، ويتم ذلك عادة بطمر الخشب فى المادة الكيميائية لفترة ملائمة من الوقت أو تحت ضغط . والدهانات العادية ، الورنيش ، والأصباغ المستخدمة والتى ينال الخشب جزءا بسيطا منها ، فإنها لا تعطى قيمة وقائية للخشب من التحلل أكثر من منع اختراق الماء لسطحه (شكل ٩٤) .



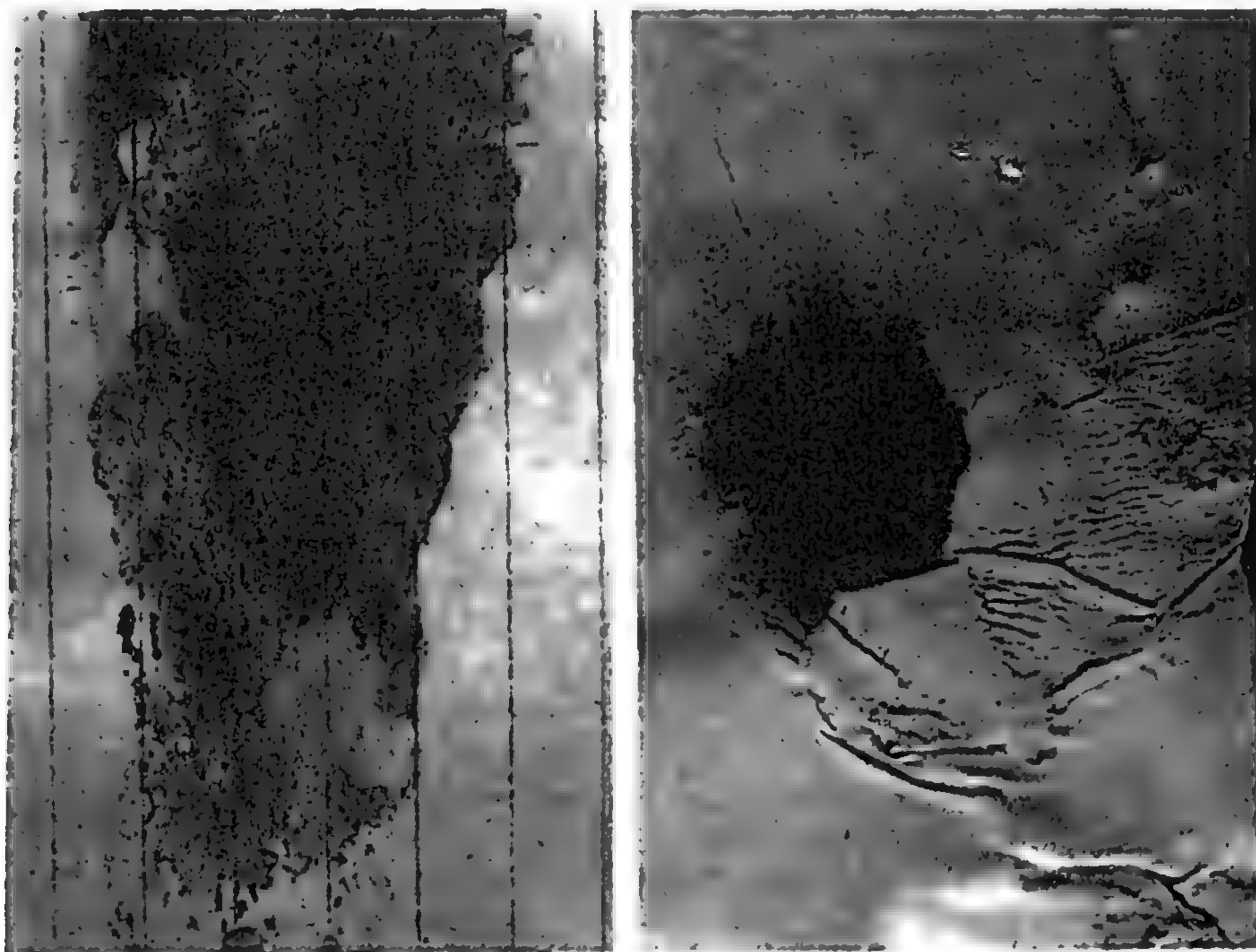
شكل (٩٤) : التلف الفطري للدهان على الخشب . يسار ، شكل الضرر الطبيعي للدهان . يمين ، الجراثيم النابتة للفطر *pullularia pullulans* الأكثر مصاحبة لتلف الدهانات .

الورق : Paper :

إن الورق ومواده الخام قابلان للإصابة بهجوم الفطر في أى مرحلة من مراحل تصنيع الورق . وخشب القلب (٩٠ ٪ من مادة الورق الخام) يجب تداوله بعناية أثناء تخزينه خارج الأبواب عند نبات الورق للهروب من هجوم الفطر . وعطب خشب القلب يقلل إنتاج اللب ويحطم الألياف مما يؤدي إلى ٧٥ ٪ نقص في قوة المنتج النهائي إذا استخدم في صناعة الورق (Gascoigne and Gascoigne, 1960) وأثناء التصنيع ، يتحول خشب القلب إلى لب بالطحن الميكانيكي أو بالمعاملة الكيميائية بالكبريتيت ، بالصودا ، أو بالكبريتات والتي تفكك ألياف السليلوز . واللب قابل لمهاجمة الفطر أثناء التخزين بواسطة فطريات العفن العادية وفطريات تحلل الخشب التي تقابله في المخزن . وأخطر مشكلة هي تكوين

الفطريات - الجزء الثانى

الهلام اللزج فى معلق مائى فى اللب بواسطة البكتيريا ، وبصورة أقل بواسطة الفطر . والهلام اللزج - يحتمل أن يكون أحد ناتجات هضم الهيميسليلوز - يحطم الورق المصنوع من اللب بأن يلونه أو بتكوين بقعا لامعة عاكسة عليه (شكل ٩٥) . والفطريات التى عزلت من الهلام تشمل *Cladosporium* ، *Penicillium* ، *Mucor* ، *Trichoderma* . وهناك ضرر آخر يوجد أثناء التصنيع بسبب فطريات البياض ، ويؤدى إلى تلون مخزون الورق .



شكل (٩٥) : تبقع أوراق تم تصنيعها نتج عن هلام لزج يوجد طوال العملية .

وإذا تم تصنيع الورق ، فإنه يعتبر طبقة تحتية مناسبة للفطريات السليولوزية التى تسبب تلونا (أصفر ، بنى ، أو اسود) ؛ وتبقعات بفطريات البياض أو تحلل الورق ويتعرض الورق لمثل هذه الهجمات إذا لم يتسخدم باستمرار أو ترك فى مكان رطب جدا ، بعكس بعض المخازن الجيدة . وقد عزلت أنواع عديدة من الفطريات من الورق ، وغالبيتها أفراد من الفطريات الديتيرية (الناقصة) . ودائما يوجد جنسى *Penicillium* ، *Aspergillus* . وإذا استخدم الورق تحت ظروف معاكسة فإنه يجب حمايته من الفطريات بواسطة إضافة كمية بسيطة من مبيد فطرى داخل الورق أثناء تصنيعه .

المنسوجات : Textiles :

تتكون المنسوجات أو الخيوط المصنوعة من الكتان ، القطن ، القنب ، أو الجوت كلية من السليولوز وهى موضع هجوم بالفطريات السليولوزية ، خاصة خارج البيت أو تحت ظروف الرطوبة العالية . وتشمل الفطريات السليولوزية التى تهاجم المنسوجات *Cladosporium* ، *Chaetomium globosum* ، *Aspergillus* spp. *Humicola* ، *herbarium* . والفطر البحرى *Zalerion* - أحد أفراد الفطريات الديتيرية - خطير جدا على القلاع والأحبال المستخدمة فى ماء البحر . وينتج الضرر الأساسى للمنسوجات عن الروائح العفنة ، التبقع وتغير اللون ، عدم طرد الماء ، فقد المتانة ، ونقص المرونة . والصبغ ، سواء من إنتاج الأصباغ أو وجود تراكيب فطرية ، هو التأثير الذى يعترض عليه عادة . والمصنوعات المتوقعة أنها ستتعرض لظروف بيئية معاكسة (الخيام ، الأحبال ، الشباك ، حقائب الرمال الخ) والتى ستكون محل هجوم فطرى ، يجب أن تعامل أثناء الصناعة بمبيد فطرى ، مثل محلول مائى من نفثينات النحاس .

والمبوسات الصوفية قد تهاجم بواسطة الفطريات ، ولكن فطريات قليلة نسبيا هى التى تهاجم الصوف ويكون الضرر عادة بسيطا بالمقارنة بضرر الفطريات على القطن . وجنسى *Trichophyton* ، *Microsporum* وغيرهما من محلات الصوف هى دائما مرتبطة بتلك الفطريات المسببة للأمراض الجلدية (أنظر الفصل السادس) .

عفن الغذاء والسموم الفطرية : Food Spoilage and Mycotoxins

كل أنواع الغذاء تعتبر مواضع هجوم بالفطريات المختلفة . فقد يكون الغذاء ببساطة غير مستساغ عن طريق تغير لونه (كما فى الأرز) ، بانتاج رائحة منفرة (رائحة الرطوبة فى القهوة) ، أو عن طريق فقد الشهية عند مشاهدة نمو فطرى عليه . والقيمة الغذائية تقل عادة ، خاصة تلك للدهون ، الكربوهيدرات ، والبروتينات . وفى أغلب الأحيان ، لا يكون الغذاء صالحا للاستهلاك إذا كان مصابا بالعفن الظاهر أو المحتوى على سموم الفطر . وتعزى الخسائر أثناء تخزين وتسويق الغذاء لأضرار ميكانيكية ، القِدم الزمنى ، والتحلل . والفطريات هى العوامل المسؤولة دائما عن التحلل .

وتعانى الفاكهة والخضر من عدوى الفطريات أثناء التخزين ، النقل ، والتسويق . والفطريات التى تهاجم الفواكه والخضروات قد تكون طفيليات حقلية ، إضافة إلى تلك الفطريات التى تحدث باستمرار فى المخزن ومن الأمثلة الشائعة لفطريات التخزين الفطر *Penicillium digetatum* على ثمار الحمضيات والفطر *Rhizopus stolonifer* على البطاطا الحلوة وخضروات أخرى .

والكائنات الحية الدقيقة التى توجد فى منتجات الألبان هى عادة بكتيريا ، رغم

وجود الفطريات أيضا وهى بالمناسبة تسبب تلف المنتج . والفطريات التى توجد فى اللبن ، الزبدة ، والجبن هى أساسا خمائر وفطريات ديتيرية (*Geotrichum* ، *Cladosporium* ، *Alternaria* ، *Penicillium* ، *candidum*) . والمشكلة الدائمة التى تسببها هذه الفطريات هى تكون رائحة أو طعما غير مرغوبين أو نزع النكهة من المنتج .

والفواكه المجففة محبة بصفة خاصة لدعم نمو الخمائر على أسطحها حيث تتجمع مواد سكرية فى العادة . وتؤدى العدوى بالخميرة عادة إلى تخمر القراصيا المجففة سواء فى المخزن أو العلب ، وتخمر البلح بعد تعبئته .

وربما يكون أشهر مثل للفطريات على الخبز الفطر *Rhizopus stolonifer* «عفن الخبز» وتحدث فطريات عديدة أخرى على الخبز ، جاعلة إياه غير قابل للاستعمال سريعا إذا كانت الظروف السائدة مناسبة لنمو الفطريات . ويحاول الخباز حفظ منتجاته خالية من التلوث الجرثومى قدر الامكان وأن ينتج الخبز تحت ظروف نظافة خاصة . وإضافة إلى ذلك ، تضاف مواد حافظة لمنع النمو الفطرى .

السموم الفطرية فى الغذاء ، Mycotoxins in Food

قد تصبح محاصيل الحبوب والعلف مصابة بالفطريات وهى لاتزال قائمة أو أثناء جفافها فى الحقل أو بعد حصادها وتخزينها . وأكثر أنواع العدوى تكون بواسطة أنواع من *Penicillium* ، *Aspergillus* ، التى لا تصيب النبات الحى عادة ؛ فهى رميات فى التربة . ويتشجع النمو الفطرى إذا بقيت الحبوب فى الحقل أثناء الجو الممطر أو بتركها لتعبر الشتاء فى الحقل ، أو فى حالة

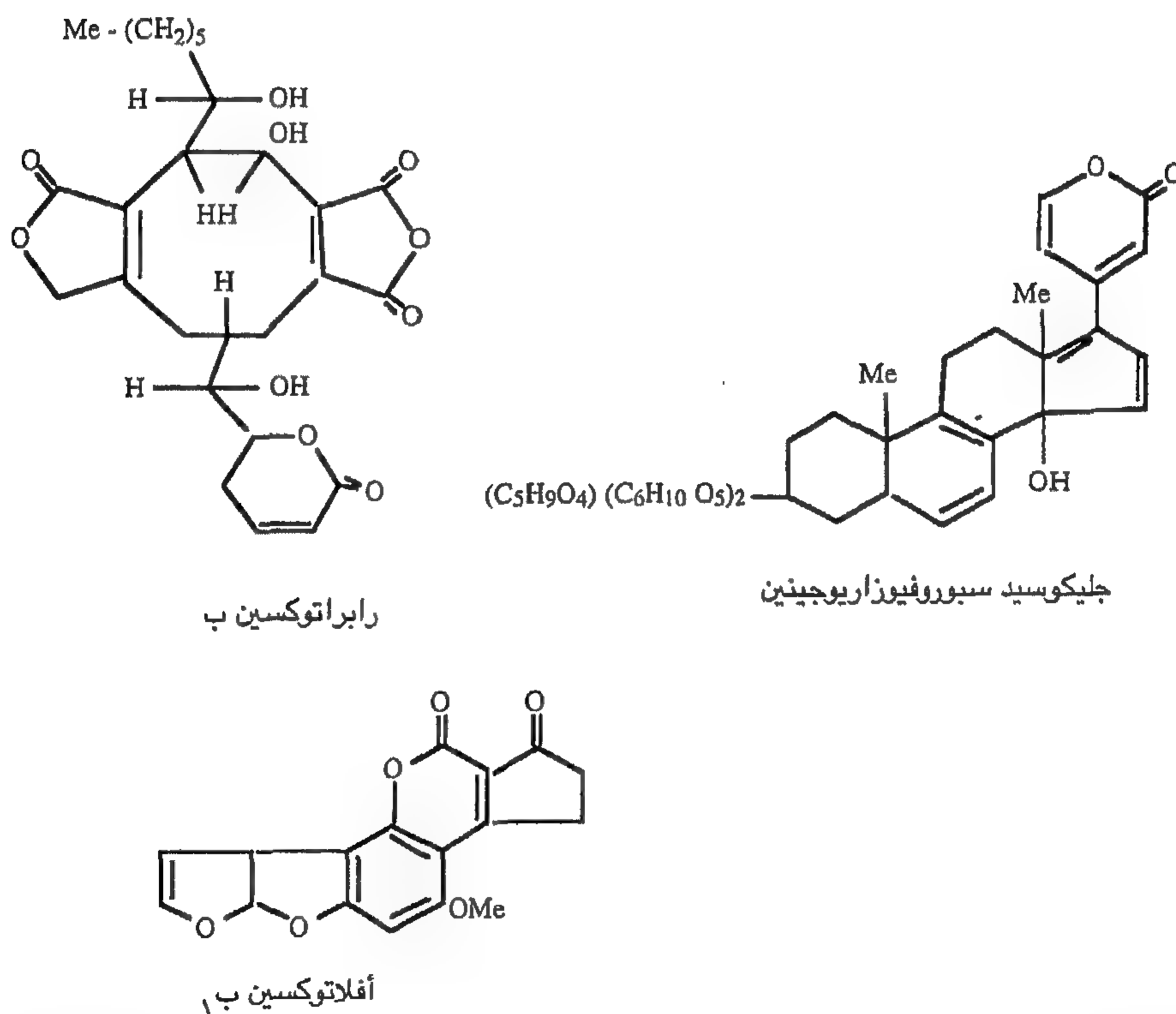
التخزين ، إذا لم تجفف الحبوب بدرجة كافية قبل التخزين ، إذا أضررت ، أو إذا كانت مستويات الرطوبة والحرارة عالية أثناء التخزين . وتهاجم جميع الفطريات تقريبا الجتين فى الحبوب ، محطمة كلية ١٤ - ١٥ ٪ من الأجنة فى حين أنها لم تهاجم الاندوسبرم بعد . ولهذه نالفطريات تأثيرات سيئة على الحبوب ، تشمل نقص نسبة الانبات ؛ تلون الأجنة التى تظهر كنقط سوداء فى الدقيق المطحون وقد ينتج عنها طعم غير مستساغ ؛ أو تنتج سموما .

وقد تسبب السموم أمراضا خطيرة أو موتا للحيوانات أو للإنسان الذين يأكلون الحبوب العفنة ، الدريس ، أو القش . فعلى سبيل المثال ، قد تغزو أنواع من *Aspergillus* ، *Penicillium* نباتات الذرة القائمة أو الساقطة أواخر الصيف أو أوائل الخريف ، خاصة إذا كان الجو مطيرا . هذه الذرة المتعفنة هى المسئولة عن مرض تسمم الذرة المتعفن فى الخنازير وقطعان الماشية حين يقدم لها كعلف فى الحقل أو يدخل فى صناعة علف لها . وترجع السمية فى هذا المرض إلى النزيف ، تلف الكبد ، ثم الموت . والمثال الثانى هو تسمم الخيول التى تربط فى الاسطبل وتغذى على عشب رطب نمت عليه الفطر *Dendrochium toxicum* . ويكون فعل السم عادة على العصب المركزى والجهاز الوعائى وينتج عنه الموت السريع (Brook and White, 1966) .

وأكثر الأمثلة معرفة عن تسمم البشر بواسطة الحبوب المتعفنة ينتج فى حالة تعرف بتسمم ألوکيا للهضم ، والذي ينتج عنه خلل فى الجهاز الدورى . وقد لوحظت هذه الحالة بصورة طارئة فى التجمعات السكانية فى سيبريا وكانت واسعة الانتشار فى السنوات ١٩٤١ ، ١٩٤٧ عندما نتج عن الوباء تسمم حوالى ١٠ ٪ من سكان بعض المناطق . ويحدث التسمم عندما يسمح للحبوب بعبور

الشتاء فى الحقل قبل حصادها . والشتاء المعتدل المصحوب بعدة دورات من الجليد وذوبانه تلائم نمو الفطريات التى تقاوم البرودة والقادرة على النمو حتى عند درجة - ١٠ م . ويلائم انتاج السم درجات الحرارة بين ١ ، ٤ م . ورغم أن فطريات مختلفة يمكن أن تشارك ، إلا أن المسبب الرئيسى هو الفطر *Fusarium sporotrichoids* ، الذى ينتج عدة سموم . ويؤدى طحن الحبوب إلى إزالة الأجزاء المصابة الخارجية وكذلك غالبية السموم ، ولهذا السبب فلم يكن هذا التسمم معروفا فى المناطق المتحضرة فى روسيا ، حيث كانت تستخدم النواتج النظيفة من الحبوب . وبأكل حوالى ١٥ كجم يوميا من الحبوب الملوثة لمدة ٦ أسابيع تحدث تغيرات مرضية فى الدم (Feuell, 1969) . وتختلف أعراض المرض لحد ما ، ولكنها دائما تشمل الحمى ، الصداع ، الاسهال ، والقىء خلال الأيام القليلة الأولى . ويتقدم الحالة ، تتحطم عناصر تكوين الدم فى نخاع العظام . تتناقص الصفائح الدموية ، الهيموجلوبين ، وكرات الدم البيضاء كما تحدث بعض الحالات غير الطبيعية فى الدم . ويوجد ميل شديد للنزف فيحدث إدماء من الأنف ، البلعوم ، المرئ ، أو نزيف داخلى فى أعضاء مثل الرئتين ، الكبد ، أو المخ . كما يحدث نزيف دموى على الجلد كنتيجة للهرش ، كما تظهر قرحا دموية على الغشاء المخاطى . بعد ذلك يحدث انتفاخ فى الغدد الليمفاوية ، ويؤشر ذلك إلى حدوث الموت فجأة بسد البلعوم . وهذه الحالة متقدمة نسبيا وشديدة ، ولكن الشفاء يمكن التوصل إليه إذا عرفت الأعراض مبكرا ولم يتناول المريض حبوبا ملوثة ثانية . كما تشمل المقاومة أيضا توعية الشعب عما يجب عمله حيال الحبوب وبأخذ عينات وفحصها (Forgacs and Carll, 1962) .

الأفلاتوكسينات : Aflatoxins : من السموم المنتجة بواسطة الفطر في الحبوب مجموعة تعرف باسم «أفلاتوكسين» ، وجميعها لاكتونات ذات تركيب جزيئي متماثل (شكل ٩٦) ولها القدرة على إحداث تغيرات مرضية مكثفة في الكبد . وتنتج الأفلاتوكسينات بواسطة الفطر *Aspergillus flavus* وأنواع أخرى شديدة القرابة لجنس *Aspergillus* على المخزون من القمح ، الذرة ، الأرز ، الشعير ، الردة ، الدقيق ، فول الصويا ، والفول السوداني . وتوجد هذه الفطريات بكثرة في التربة كمترمات ولا تغزو البذور قبل حصادها .



شكل (٩٦) : (a) السم الأساسي المسبب تسمم الذرة المتعفن المنتج بواسطة الفطر *Penicillium rubrum* (b) أحد السموم المسببة لألوكيا التسمم الهضمي ؛ (c) أشهر الأفلاتوكسينات المنتجة .

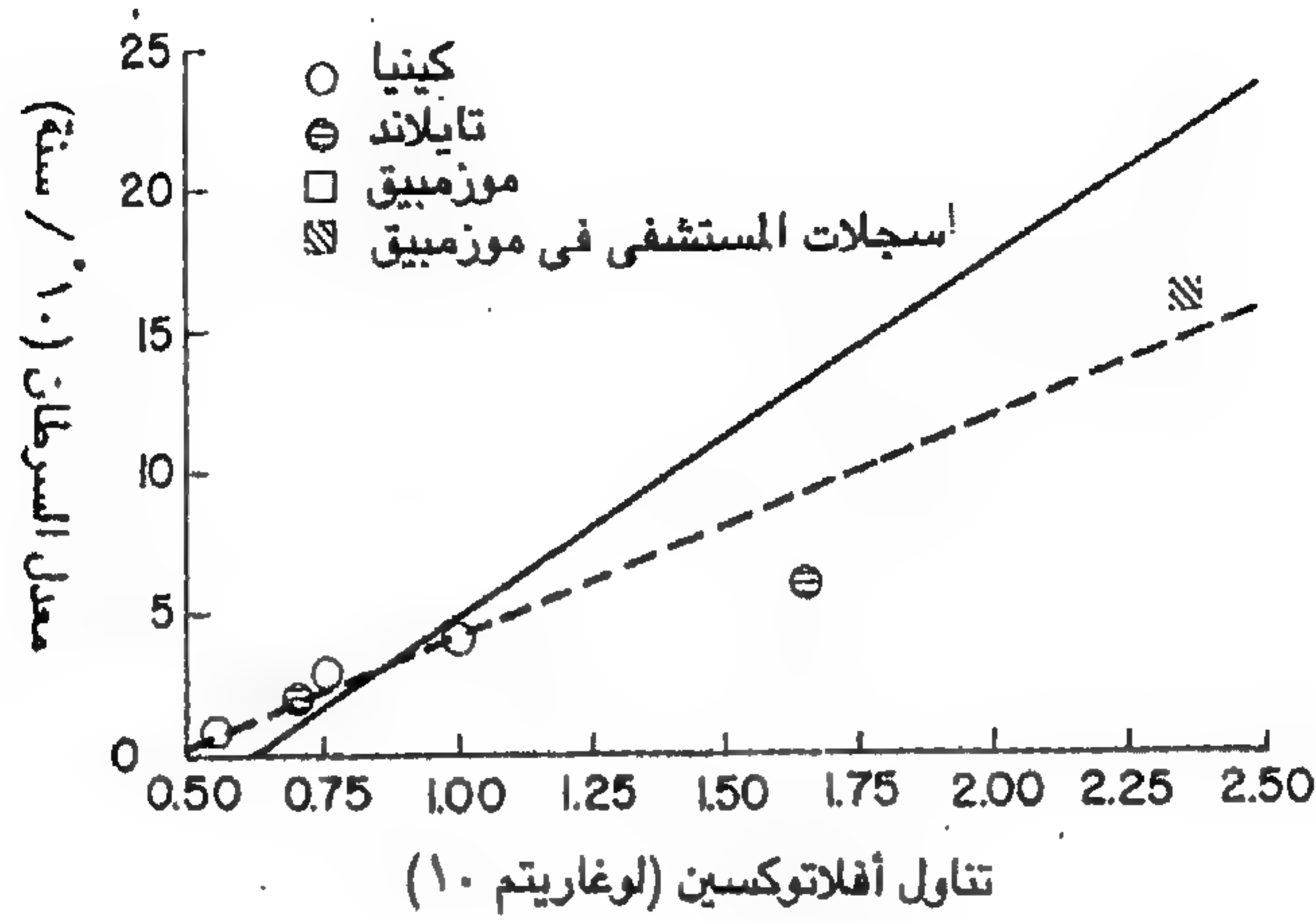
وقد اكتشفت الأفلاتوكسينات في بداية الستينات عندما اجتمع الأطباء البيطريون ، علماء أمراض النبات ، الميكروبيولوجيون ، علماء التغذية والكيميائيون وعملوا كفريق واحد لدراسة مرض ظهر جديدا ، مرض X في الرومي . ففي عام ١٩٦٠ مات أكثر من ١٠٠.٠٠٠ ديك رومي خلال شهور قليلة في منطقة بلندن يبلغ نصف قطرها ١٠٠ ميل ، ولكن انتشار المرض لم يتعد ذلك . ويتميز المرض بفقد الشهية ، النوم ، الغثيان ، وضعف الأجنحة . ويموت الرومي خلال أسبوع ويأخذ الموت وضعاً خاصاً فتكون الرأس ملقاه للخلف والأرجل ممتدة للخلف أيضاً . وأظهرت الدراسات بعد ذلك أن الكبد كان متليفاً وبه بقعاً ميتة ، كما أن الكلى كانت منتفخة . ولم يتمكن العلماء من تحديد كائناً دقيقاً ممرضاً هو المسئول عن المرض واستخلصوا أن الرومي متسمم . وقد ثبت بعد ذلك أن جميع الطيور المصابة قد تغذت على غذاء منتج من مطحن خاص في لندن . وعند طحن فول سوداني في هذا المطحن تسببت أعراضاً مماثلة في القطيع الذي غذى عليها على سبيل التجربة . وقد استخلص السم من الطحين ووجد أنه فعال في صورته النقية . وسمى السم أفلاتوكسين aflatoxin حيث وجد أنه ينتج بواسطة الفطر *Aspergillus flavus* . وفي نفس الأثناء ظهرت حالة مماثلة في الولايات المتحدة . فقد غذى سمك تراوت دائماً بنواتج جانبية لحيوانات من المذبح ، ثم غيرت وجبته لغذاء جاف يشمل مشتقات حبوب . وبعد عامين ، لوحظ تورم في كبد السمك عزى بالتالي إلى أفلاتوكسين في الغذاء (Goldblatt, 1969; Halver, 1969) .

وقد لوحظت حالات مشابهة متقطعة للتسمم الناتج عن الأفلاتوكسين في مزارع الحيوانات ووجد أنها تتسبب لوجود الأفلاتوكسين في غذائها . وتوضح

الدراسات على الأفلاتوكسين أن عددا كبيرا من حيوانات المزرعة قابلا للتسمم به مع اختلاف درجة التأثير . فالحيوانات الصغيرة أكثر قابلية للتسمم عن الكبيرة . فعلى سبيل المثال ، تكون العجول أكثر قابلية من القطع الناضجة . والبط عمر يوم واحد هو من أكثر الحيوانات قابلية ، فى حين الأغنام الناضجة من بين الأكثر مقاومة . وأول علامة عملية للتسمم الأفلاتوكسين هو فقد الشهية ونقص الوزن . وقبل الموت بأيام قليلة ، يلاحظ أن الحيوان قد فقد لحمه ويبدو هزيلا وغير نشط . وتحدث التغيرات المرضية فى الكبد ويحتمل فى أعضاء أخرى وهى تختلف من حيوان لآخر .

ولا تموت جميع الحيوانات التى تتناول غذاءا يحتوى على الأفلاتوكسين ، ومن المهم معرفة ما إذا كان غذاء الانسان المنتج من المزارع الحيوانية يحتوى الأفلاتوكسين أم لا . وسموم الأفلاتوكسين تفرز فى البول ولا تبقى فى الأنسجة التى تستخدم عادة كالحم كما أنه لا يوجد فى البيض . ومن أحد الأفلاتوكسينات ، B_1 ، يتم أيضه ويتحول إلى سم أو سموم قريبة (سموم M) وقد وجدت فى اللبن . وسموم M تظل ثابتة حتى بعد تجفيف اللبن ، ولأنها ترتبط بجزيئات الكازين ، فإنها توجد فى الجبن المصنوع من هذا اللبن (Allcroft, 1969) . ووجد أن الفئران المغذاه على لبن يحتوى على سم M تظهر تقرحات تنمو تدريجيا على الكبد (Kraybill and Shapiro, 1969) .

ويمكن ملاحظة ارتباط كبير بين استهلاك الغذاء المحتوى على الأفلاتوكسين وارتفاع حالات سرطان الكبد (شكل ٩٧) . وليس من المعروف إلى أى مدى يعتبر الأفلاتوكسين مسئولا عن سرطان الكبد أو أنه يعمل مرتبطا مع عوامل أخرى مهيئة للسموم مثل نقص الغذاء أو التطفل . وتوجد شعوب فى أجزاء من أفريقيا



شكل (٩٧) : العلاقة بين معدل تناول الأفلاتوكسين لمجموعة بشر ومعدل سرطان الكبد الأولى ، حصل عليها من الاحصائيات الدولية . الخط المتصل : معدل السرطان في موزمبيق وقد حسب بمعادلة معدل الحدوث في مناجم الذهب مقارنة بعامة الناس . الخط المتقطع : سجلات المستشفى وقد استخدمت لحساب معدل السرطان في موزمبيق .

جنوب الصحراء ، وجنوب شرق آسيا ، اليابان ، والهند الجنوبية حيث توجد نسبة عالية من سرطان الكبد وأيضا استهلاك عال لمنتجات الحبوب التي يحتمل تلوثها بالفطر *Aspergillus flavus* . فعلى سبيل المثال ، أجرى حصر في أثيوبيا ، حيث أن العادة هي تخزين الحبوب من موسم حصاد لآخر ، وتشمل هذه الفترة موسم الأمطار الذي يلائم النمو الفطري . وتؤكل العصيدة المصنوعة من الحبوب المطحونة بواسطة الأمهات المرضعات ، وهذه العصيدة ومنتجات حبوب أخرى هي من الوجبات الرئيسية هناك . وتحليل عينات عديدة من الحبوب ومنتجاتها الموجودة في السوق المحلي ظهر أن الفطر *Aspergillus flavus* وسم أفلاتوكسين B_1 موجودين بصورة طبيعية (Kraybill and Shapiro, 1969) . وأعلى مستوى سرطان الكبد يوجد بين أفراد قبيلة البانتو في موزمبيق ، حيث أن سرطان الكبد

الأولى يحدث بمعدل يقارب ٥٠٠ ضعف الموجود في الولايات المتحدة . ويستهلك هؤلاء الناس كميات كبيرة من طحين الذرة . ويفحص عينات من غذاء أعد لوجبة عادية ، وجد أن ٩٣ ٪ من عينات الغذاء تحتوى الأفلاتوكسين . وقد حسب المتوسط اليومى لتناول الانسان البالغ للأفلاتوكسين بـ ١٥ ملليجرام ، وهى أعلى جرعة أفلاتوكسين عرفت فى غذاء إنسان (Van Rensburg et al., 1974) .

والمشكلة العملية هى إنتاج أغذية للانسان أو الحيوان تكون خالية من الأفلاتوكسين . وتلوث الفول السودانى هى مشكلة هامة بصفة خاصة ، لأنها تستخدم باتساع لتغذية الإنسان والحيوان وأن إنتاج الأفلاتوكسين فيها شئ طبيعى . ولهذا السبب سنركز على الفول السودانى لنوضح كيف يمكن التحكم فى مستوى الأفلاتوكسين فى الغذاء . يكون الفطر فعلا غير موجود فى الفول السودانى غير الناضج أو المزال حديثا من التربة ، ولكنه يغزوها فى فترة ما بعد الحصاد أثناء ما تزال تحتوى رطوبة عالية ويستمر فى غزوه حتى تنخفض نسبة الرطوبة إلى ١٠ ٪ أو أقل . يتشجع نمو الفطر *Aspergillus flavus* على الفول السودانى المخزون إذا جرح ، أو كان غير ناضج ، أو الرطوبة النسبية به عالية (أعلى من ٨٥ ٪) ، أو درجات الحرارة عالية (المثلث ٣٦ - ٣٨ م) أثناء التخزين (Diener and Davis, 1969) . وبهذه الطريقة يعتمد التحكم الجزئى على حصاد فول سودانى غير ناضج بطريقة لا تؤدى إلى تجريحه ، استبعاد القرون المجروحة ، تجفيف الفول السودانى سريعا بعد الحصاد ، وإبقائه عند درجات حرارة منخفضة ورطوبة نسبية منخفضة أثناء التخزين . يغزو الفطر *Aspergillus flavus* الحبوب الناقصة النمو أو التى كسرت ، ، تقشرت ، أو تغير لونها مقارنة بالحبوب جيدة الحال . وبعد الحصاد ، يمكن حساب مستوى التلوث

المحتمل لعبوات الفول السوداني بتقدير البذور التي هي أقل من الحجم الطبيعي أو ليست في حالة جيدة . ويستخدم الوزن لتقدير النسبة المئوية للحبوب الناقصة من كامل العبوة ، كما تفحص العينات بالميكروسكوب لمعرفة ما إذا كان الفطر A. *flavus* موجودا أم لا . فإذا كان الفطر مرئيا أو نسبة البذور المضارة عالية ، يستخدم الفول السوداني لصناعة الزيت ، ذلك أن الأفلاتوكسين لا يبقى في الزيت ولكنه يترك للخلف مع الكسب ، الذي يستخدم بعد ذلك للتسميد . وبافتراض أن عبوة الفول السوداني قد مرت من هذا الاختبار ، فإنها يمكن أن تقدم كغذاء في صورة فول مملح ، حلويات ، زبدة الفول السوداني أو كغذاء للحيوان . ويقشر الفول السوداني ، ويجب أخذ عينات أثناء التقشير واختبارها لوجود الأفلاتوكسين فإذا كانت خالية من الأفلاتوكسين استخدمت العينات للغذاء . وفي كل مرحلة يجب استبعاد الحبوب الضامرة والمكسورة . وباتباع هذه الطرق ، يمكن إنتاج منتج نهائي مثل زبدة الفول السوداني لا يمكن ملاحظة أفلاتوكسين بها وحتى لو وجدت ستكون بنسبة ضئيلة جدا وغير ضارة (Kensler and Natoli, 1969) .

الفصل السادس

الفطريات كمفترسات ومتطفلات

Fungi as Predators and Parasites

تستطيع بعض الفطريات على الأقل أن تستأثر بكائن حي فعلا كمصدر للغذاء . وهذه الفطريات إما أن تكون مفترسات أو متطفلات . والمفترسات predatos تصطاد بنشاط كائن حي آخر ، ثم تقتله وتستخدمه كغذاء . أما الطفيليات parasites فتغزو نباتاً حياً أو حيواناً حياً ، تتغذى وتتعدد بداخله على نفقة العائل ولكنها لا تعمل على راحته .

الفطريات كمفترسات : Fungi as Predators

تتحصل عديد من الفطريات على مصدر عيشها باصطياد الحيوانات (الأمبيا ، الحبيبات ، حيوانات أولية أخرى ، والديدان الشعبانية) فى مصيدة خاصة ثم تتغذى عليها بعد موتها . وبذلك توجد الفطريات المفترسة predacious fungi ؛ وهى شائعة فى التربة ، الروث ، الخشب المتعفن ، الأوساط المائية ، والحزازيات بصفة خاصة . وتشكل الفطريات المفترسة رتبة زوياجالات كاملة وهى كذلك عديدة فى الفصيلة المونيلية من الفطريات الخيطية . وتمثل هاتين المجموعتين أغلبية الفطريات المفترسة ، رغم أن الفطريات المفترسة توجد فى مجموعات تقسيمية متباينة .

ويمكن الحصول على الفطريات فى مزرعة بصب آجار دقيق الذرة* فى طبق بترى ، وتركه حتى يتصلب ، ثم إضافة كمية بسيطة من طبقة تحتية مثل أوراق الشجر ، خشب متعفن ، أو نباتات حزازية مع كمية من التربة المتعلقة بجذورها . تزحف الديدان الثعبانية من المخلفات ، وتظهر الفطريات المفترسة بعد فترة تحضين تبلغ أسبوعا إلى شهرين على درجة حرارة الغرفة (Dudding , 1955) .

وجميع أفراد الزوباجالات فطريات مفترسة . وكما نوقش فى الفصل الثالث - الجزء الأول ، فهذه الفطريات مفترسات إجباريا على الأمبيا والحيوانات الأولية الأخرى وهى تحدث إما خارجيا أو داخليا .

الفطريات الخيطية المفترسة : Predacious Hyphomycetes

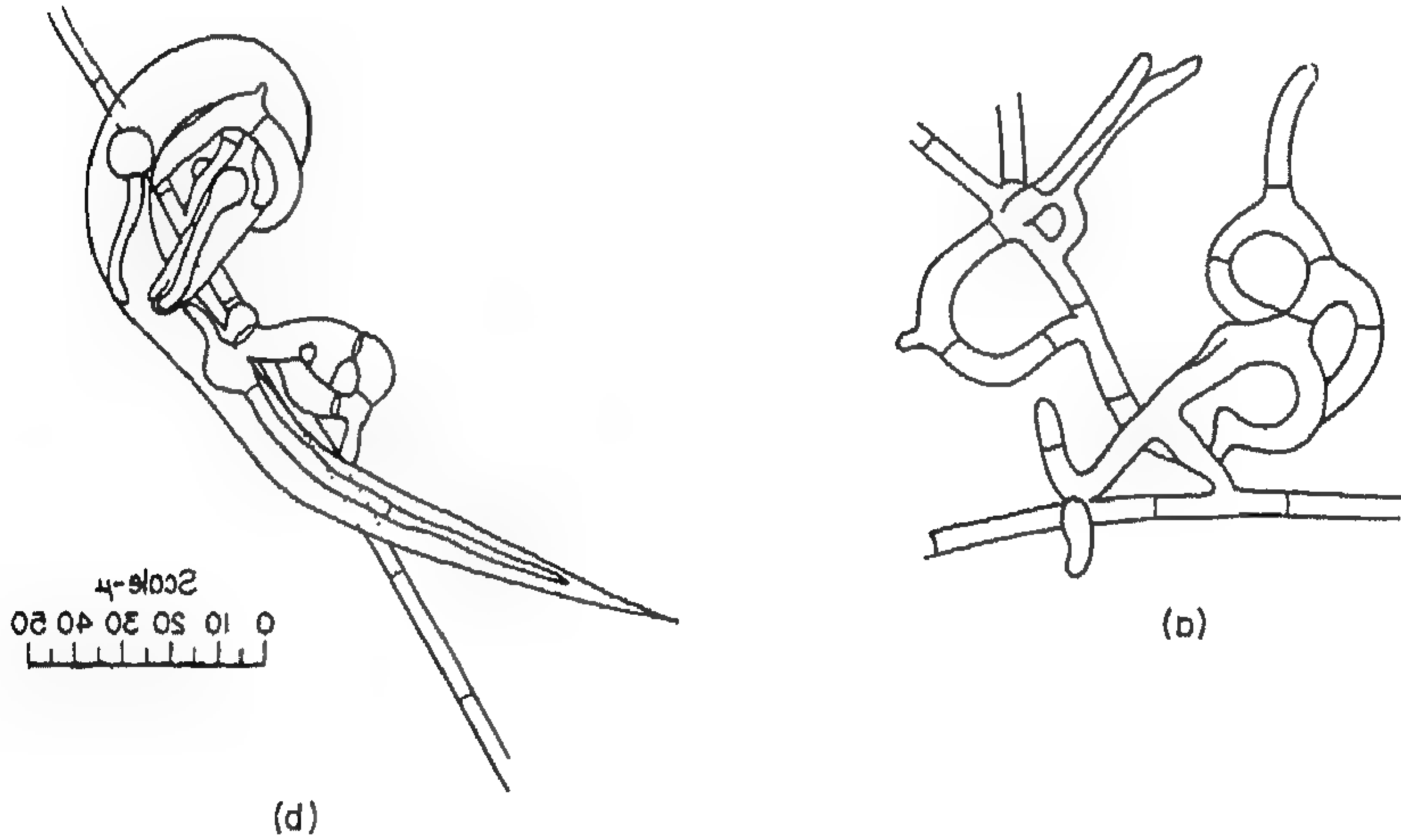
إن الأفراد المفترسة من الفصيلة المونيلية تصطاد الديدان الثعبانية دائما . وعلى عكس الزوباجالات ، فهذه الفطريات مدى عوائل واسع أو غير محدود وهى ليست مفترسات إجبارية ، بمعنى أنها يمكن أن تعيش ترمميا عند غياب الضحية . والفطريات الخيطية المفترسة هى دائما خارجية ، وتمسك فريستها عن طريق أليات متباينة جدا .

أعضاء الالتصاق : Adhesive Organs

من الميكانيكيات البسيطة نسبيا لاصطياد النيماتودا تكوين أفرعا هيفية جانبية قصيرة التى تنحنى وتلتحم مع أفرع مماثلة أو الميسليوم الأم ، مكونة

* اخلط ٢٠ جرام دقيق ذرة مع ١ لتر ماء صنبور ؛ سخن الخليط لمدة ساعة على درجة ٧٠° م . رشح السائل الناتج خلال مرشح صوف زجاجى ، أضف ٢٠ جم آجار للتصلب ، وعقم البيئة فى الأوتوكلاف .

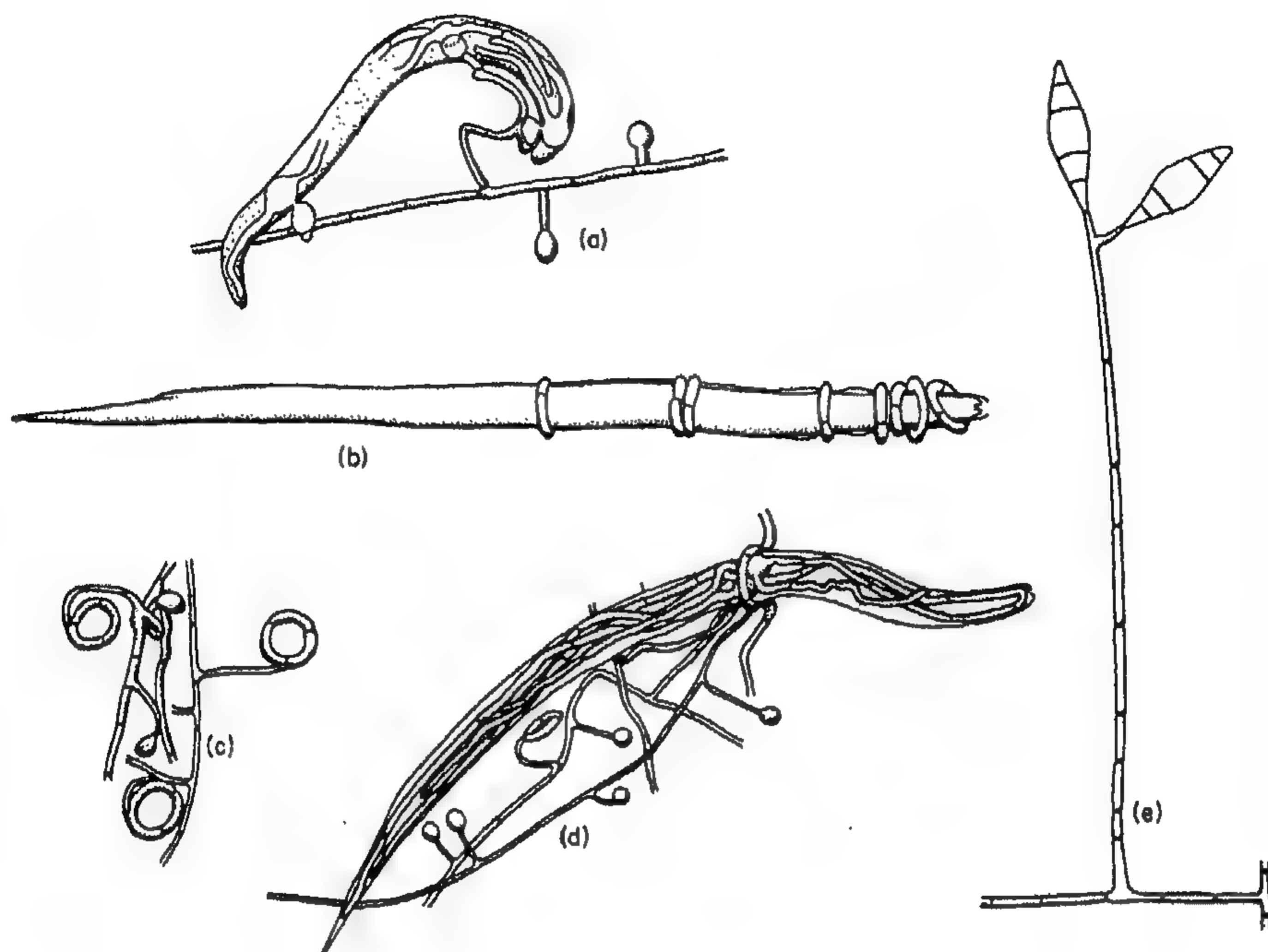
فصوصا فردية أو شبكة من الفصوص (الحلقات) . وتمسك النيماتودا في الافراز الصمغى لهذه الفصوص أو بالتية في الشبكة . ومثال هذا الطراز الميكانيكى يمكن مشاهدته في الفطر *Arthrobotrys oligospora* (شكل ٩٨) . ويمكن عزل الفطر *A. oligospora* بوضع روث خيل في غرفة زجاجية ثم زراعة بعض من السائل اللبني الذى يرتفع على جوانب الوعاء . هذا السائل غنى بكل من الفطريات المفترسة والديدان الثعبانية (Duddington, 1956) . ويستميل وجود الديدان الثعبانية تكوين المصايد في الفطر *A. oligospora* ، التى تكون في البداية فصوصا فردية صغيرة تكونت بالأفرع الجانبية التى تعاود الإنحناء وتتحد مع الهيفات الأم . تتكون فصوصا إضافية حتى تنتج شبكة . وجميع الفصوص تكون زوايا قائمة من الأخرى ، وبذلك تكون بعض الفصوص سطحية فوق الطبقة



شكل (٩٨) : الفطر *Arthrobotrys oligospora* : (a) شبكة من الحلقات ، (b) دودة ثعبانية تم اصطيادها وبها هيفات داخلية .

التحتية فى حين تكون الأخرى مطمورة فى الطبقة التحتية ، جاعلة من الصعوبة جدا على النيماتودا أن تهرب من الشبكة . وتفرز الفصوص كميات كافية من مادة لزجة لاصقة عندما يحدث إحتكاك مع دودة ثعبانية ، ممكنة الفطر من اصطياد الديدان الكبيرة التى يصل طولها إلى ٥٠٠ - ٦٠٠ ميكرون . وبعد اصطياد الدودة الثعبانية بواسطة الفصوص ، فإن الفطر يفضل أمعاء النيماتودا الميتة فيتكون عضوا كرويا كبيرا يساوى بالفعل تجويف النيماتودا ويدخله . وتخرج عدة هيفات من العضو الكروي وتملأ تجويف النيماتودا الميتة حاليا ، وتمتص محتويات الجثة . ويحدث الموت خلال ساعتين تقريبا من الاصطياد (Dreschsler, 1937; Duddington, 1955) .

ويتولد نتوء نصف كروي على فرع جانبي قصير هو عضو الاصطياد فى أفراد معروفة من جنس *Dactylaria* ، *Dactylella* (شكل ٩٩) (Drechsler, 1937, 1935 - c; Duddington, 1955) . وفى الفطر *Dactylella ellipsospora* ، تتكون الأعواد الحاملة للنتوءات الكروية على مسافات منتظمة على طول الهيفات وتكون رأسية عادة بحيث يكون أعلى قليلا من سطح الطبقة التحتية . وهذه النتوءات يمكن أن تتكون فى غياب الديدان الثعبانية ولكنها تكون أكثر غزارة فى وجودها . وعندما تأتى النيماتودا للاحتكاك بنتوء ، فإنها تمسك وتناضل من أجل الهرب ، فتأتى للاتصال بنتوءات أخرى وتصبح ممسوكة بصورة أكثر تثبيتا . وعندما تسكن النيماتودا ، يبرز نمو خارجي من النتوء ويخترق جسدها ويكون بصلة كروية يخرج منها هيفات غذائية تملأ تجويف جسم النيماتودا .



شكل (٩٩) : (a) هيفاً ذات نستوءات ونيماتودا يتطفل عليها الفطر *Dactylella ellipsospora* . (b) - (e) الفطر *Dactylella lysipaga* ؛ (b) نيماتودا حية أحيطت بثمان حلقات ، لم تخترق إحداها الحيوان بعد ؛ (c) خيوط فطرية ذات حلقات ونستوءات ؛ (d) نيماتودا مصابة ؛ (e) حامل كونيدي وكونيديات .

الحلقات : Rings

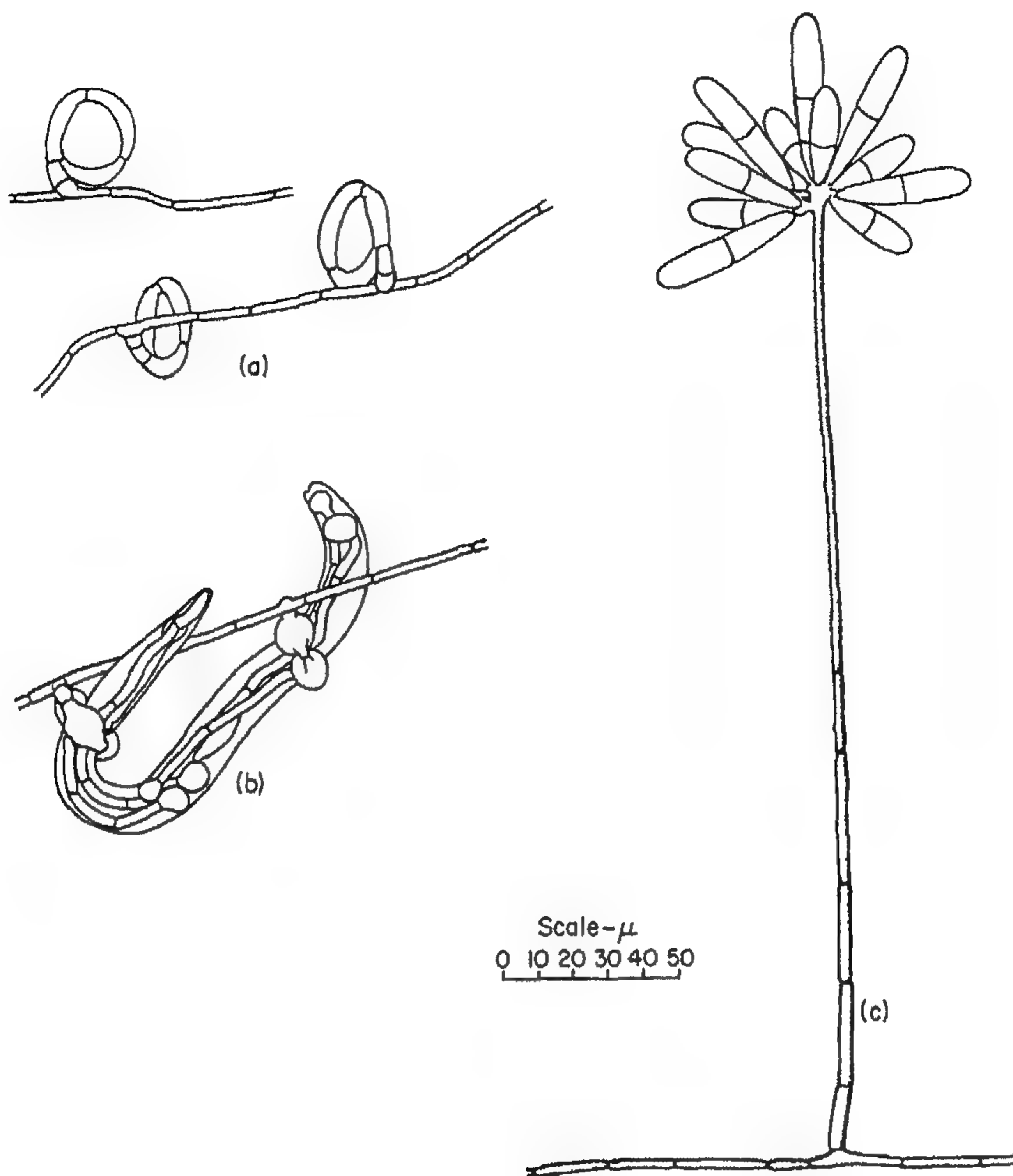
تكون بعض الفطريات المفترسة خلايا منحنية والتي تتصل لتكون حلقة كاملة . ويتم اصطياد النيماتودا عندما تحاول المرور خلال حلقة أثناء تجولها وتخنق نفسها في الحلقة عندما تحاول المرور من خلالها . وفي الغالب تنفصل الحلقة عن

الميسليوم الأم ، والنيماتودا النشطة يمكنها جمع عدة حلقات قبل أن يخمد نشاطها . وفى الفطرين *D. leptospora* ، *Dactylella lysipaga* ، والفطريات من هذا الطراز ، يتم اختراق جسم النيماتودا بواسطة نمو خارجى من الحلقة (حتى ولو فصلت عن الميسليوم الأم) . هذا النمو الخارجى هو نتوء كروى الذى ينمو إلى هيفات غذائية داخل النيماتودا (Drechsler , 1937) .

وعديد من الفطريات المفترسة ، متضمنة الفطر *Arthobotrys dactyloides* (شكل ١٠٠) ، تكون حلقات تشبه فى التركيب الحالة العلوية ولكنها تختلف فى أنها ليست سلبية . فعندما تدفع نيماتودا برأسها خلال الحلقة ، فإن خلايا الحلقة تتضخم فجأة فى القطر وتقتصر فى الطول وبهذا تمسك باحكام على النيماتودا فى الحلقة المضغوطة . وفى الفطر *A. dactyloides* ، تكون الحلقة المضغوطة قوية جدا لدرجة أن الأعضاء الداخلية للنيماتودا تتمزق عند نقطة الشنق ، فينتج عن ذلك فقد الأمل فى الهروب وموت النيماتودا . وتنتهى الهيفات التى تخترق النيماتودا بنتوءات (Drechsler , 1937) . والاستحداث الميكانيكى للحلقات بواسطة النيماتودا هو المسئول عن تضيق الحلقة ، فقد وجد أن الملامسة بجسم دقيق سيؤدى إلى تضيق الحلقة فى الفطر *Dactylaria brochophaga* ، حيث زاد حجم الحلقة ثلاثة أمثال حجمها الطبيعى وأغلقت فى أقل من ١٠ من الثانية . واغلاق الحلقات فى الفطر *D. brochophaga* هو نتيجة انتفاخ الفجوات العصارية (Comandon and de Fonbrune, 1938 - b) .

تكوين المصيدة (الفخ) : Trap Induction

عند غياب الديدان الثعبانية ، تكون أعضاء الصيد الفطرية أحيانا غائبة كلية أو موجودة بأعداد قليلة فقط وعند إضافة إلى مزرعة خضرية كمية صغيرة من



شكل (١٠٠) : الفطر *Arthrobotrys dactyloides* : (a) حلقات تتكون من ثلاث خلايا
(b) نيماتودا ممسوكة وقد غزاها الفطر : (c) الكونيديات والحامل الكونيدى .

ماء معقم عاشت فيه النيماتودا يكون كافيا لتشجيع تكوين المصائد ، مما يدل على أن مادة أو أكثر تفرزها النيماتودا هي المسئولة عن استحداث هذه الاستجابة (Comandon and de Fonbrune , 1938 - a) . وعديد من المواد

الحيوية ستؤدى إلى استجابة مماثلة : وهى تستخدم سيزم دم الانسان ، مستخلصات ديدان الأرض ، مستخلص الخميرة ، والأحماض الأمينية فالين ، ليوسين ، وأيزوليوسين (Barron , 1977) . ويمكن أن تستحدث المصائد للتكوين فى الفطر *Arthrobotrys dactyloides* بواسطة الماء أو نقص الغذاء فى المزرعة ، مما يؤدى إلى الاقتراح بأنه فى الطبيعة إذا توفر وجود الضحية والظروف البيئية غير الملائمة عموما يؤدىان إلى تكوين المصائد (Balan and lechevalier, 1972) .

المكافحة الحيوية : Biological Control

أجريت بعض الدراسات لتقدير ما إذا كان مفيدا استخدام الفطريات المفترسة كعوامل حيوية لمكافحة النيماتودا المتطفلة على النبات والمسببة لأمراض نباتات المحاصيل . ووجد أن اضافة جراثيم الفطر وحدها إلى التربة لم تؤد إلى زيادة تعداد الفطريات المفترسة والتى توجد طبيعيا . وقد اعتقد أن الأراضى الزراعية تملك طبيعيا تعداداً عالياً من الفطريات التى تصطاد النيماتودا ، وأنها منافسات ضعيفة ، وهى تصطاد النيماتودا تحت ظروف تعاكس بقاءها . وعلى أى حال ، إذا أضيفت كميات كبيرة من السماد الأخضر (مواد نباتية حديثة يمكن تحليلها بسرعة) أو مادة عضوية إلى التربة فى نفس الوقت مع جراثيم الفطر ، فإنه سينتج عنه نقصا فى أعداد النيماتودا . فالسماد الأخضر يشجع على بناء البكتريا والنيماتودا حرة المعيشة ، وهو بالتالى سيشجع نمو الفطريات المفترسة وتكوين المصائد ، فينتج عن ذلك زيادة فى معدل صيد الديدان الثعبانية المتطفلة على النبات (Barron , 1977) .

الفطريات كمتطفلات : Fungi as Parasites

الفطريات المتطفلة هي تلك التي تغزو نباتا أو حيونا حيا (العائل the host) ، تتغذى وتتكاثر بداخله على حساب العائل بينما لا يعمل الطفيل على راحة العائل . وبعض الطفيليات لا تسبب ضررا يذكر على الكائن الذي تتغذى عليه . ومع ذلك ، فغالبية الفطريات المتطفلة ، تكون ممرضات pathogens وتسبب حالة فسيولوجية غير طبيعية في العائل أو تحطم العائل الذي ينمو متوافقا مع العلاقة الطفلية . وتصل هذه الحالة الفسيولوجية الشاذة إلى المرض disease ، الذي يتميز بتغيرات ملحوظة في الوظيفة أو الشكل الظاهري ، (الأعراض symptoms) .

وتعيش بعض الفطريات المتطفلة معيشة رمية (غالبا في التربة) وتصبح متطفلة فقط عندما تدخل جسم الضحية ، الذي عادة يكون ضعيفا بسبب الضرر أو المرض . وهذه هي المتطفلات الاختيارية facultative parasites . والمتطفلات الاختيارية كمجموعة ليست متخصصة كمتطفلات وهي عادة ذات قوة مرضية كمتطفلات حيث أنها تسبب موتا سريعا لعوائلها . ويؤدي موت العائل السريع إلى حرمان الطفيل من مصدر غذائه وقد يؤدي إلى تجويعه . وبالعكس الفطريات إختيارية التطفل ، فإن بعض الفطريات تكون متطفلات إجبارية obligate parasites وتنمو فقط في الأنسجة الحية . وهذه الفطريات عالية التخصص كمتطفلات وتنشئ علاقة فسيولوجية متزنة حساسة مع عوائلها . فقد يظهر على العائل أعراض إصابة متوسطة ويعيش طويلا ، رغم أنه متطفل عليه . وبهذه الطريقة ، تكون حياة العائل مأمونة ويكون الطفيل متأكدا من الامداد الغذائي لفترة طويلة من الزمن .

الفطريات كمتطفلات على الفطريات : Fungi as Parasites of Fungi

تنمو الفطريات بحرية على فطريات أخرى فى الطبيعة وربما يحدث ذلك فى علاقة زوجية خاصة . وتتضمن الأمثلة الفطر الأسكى القارورى *Cordyceps* ، الذى يوجد على الثمار الأسكية لجنس *Elaphomyces* وهو أحد أفراد التيوبيرالات تحت أرضية ؛ وكذا الجنس الأسكى القارورى *Hypomyces* ، الذى يوجد على فطر عيش الغراب ؛ والفطر *Boletus parasiticus* ، الذى يخرج من قاعدة كرة نافخة (شكلى ١٠١ ، ١٠٢) . وعلاقة هذه الفطريات كل منها بالآخر وعديد من الترافقات الأخرى لا تزال غير مؤكدة ، حيث أن التقارير الايجابية لعلاقة التطفل تعانى نقصا كبيرا . والمصاحبة لا تعنى علاقة طفيلية ؛ فمثلا ، درس Fitzpatrick (1915) مرافقة فطر عيش الغراب *Claudopus subdepluens* على الفطر *Polyporus perennis* (شكل ١٠٣) ووجد أن ميسليوم الفطر *C. subdepluens* يمكن أن يوجد بقلة داخل أنسجة الفطر عديد الثقوب وداخل الساق ، كما يحتمل أن يمتد إلى داخل الطبقة التحتية التى يحصل منها كلا الفطرين على الغذاء . وإضافة إلى ذلك ، لم تلاحظ أى إتصالات طبيعية (تراكيب تكاثرية مثل الممصات) أو أى ضرر للعائل .

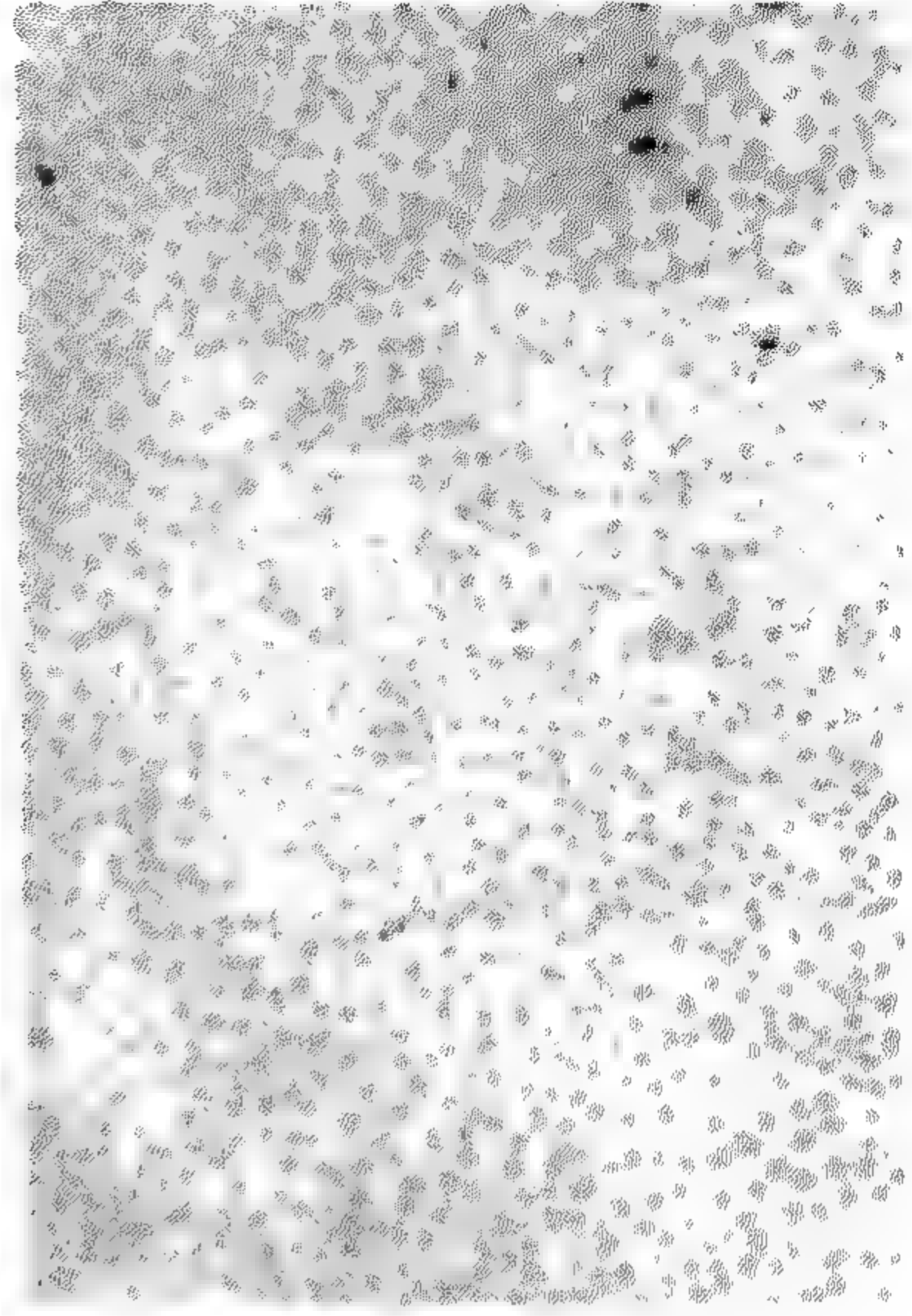
وتظهر العلاقة الحقيقية بين العائل والطفيل فى عديد من الفطريات والتى يعتمد فيها الطفيل مباشرة على العائل وذلك لبقائه واستمراريته على نفقة العائل . وتوجد مجموعتين أساسيتين من هذه المتطفلات . وفيما يلى تفصيل لهاتين المجموعتين .



شكل (١٠١) : الفطر *Cordyceps capitata* ، طفيل على الفطر *Elaphomyces granulatus* ، فطر تحت أرضي .

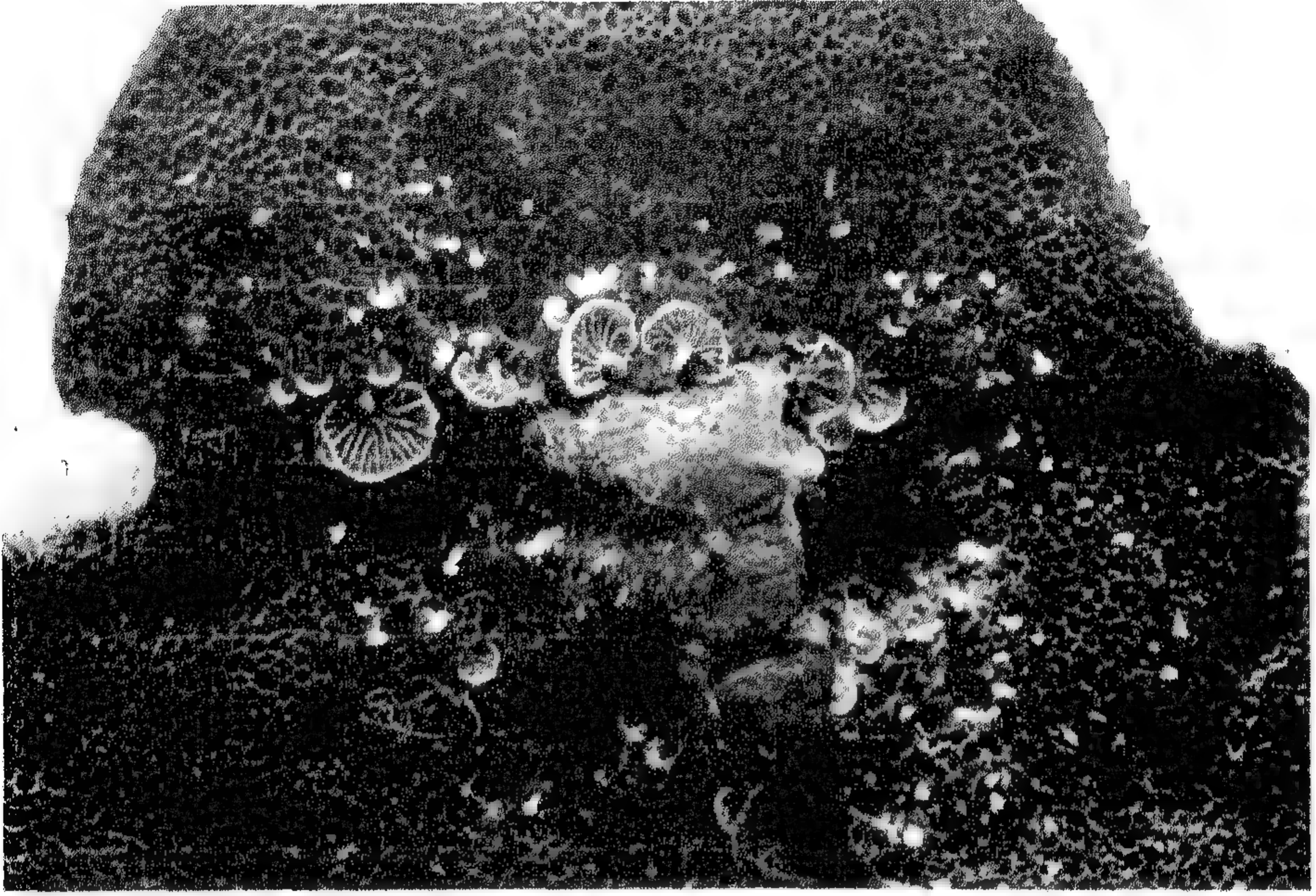
الطفيليات حيوية التغذية (البيوتروفية) : Biotrophic Parasites

إن غالبية الطفيليات الفطرية (الطفيليات حيوية المعيشة) تكون إترانا فسيولوجيا دقيقا مع عائلها وتتغذى من خلية العائل الحية . وتختلف هذه الطفيليات كثيرا فى الطريقة التى تتطفل بها على عائلها ، متدرجة من تلك التى تتصل بالعائل دون اختراقه إلى التى تنمو داخل العائل . وتظهر درجة تخصصية عالية للعائل داخل هذه المجموعة ، ويمكن أن يتحدد الطفيل لنوع عائل فردى أو إلى أنواع قليلة وثيقة القرابة . والكثير من هذه الفطريات حتمية التطفل . وتشمل هذه الطفيليات أفراد من الكيتريدات ، الميكورالات ، والفطريات الديتيرية.



شكل (١٠٢) :يسار ، فطر عيش غراب مشوه يتطفل عليه الفطر *Hypomyces* . لاحظ غياب الخياشيم . يمين ، منظر مكبر لفطر عيش الغراب المريض يوضح الأجسام الثمرية القارورية للفطر *Hypomyces* والتي تظهر كعلامات سوداء .

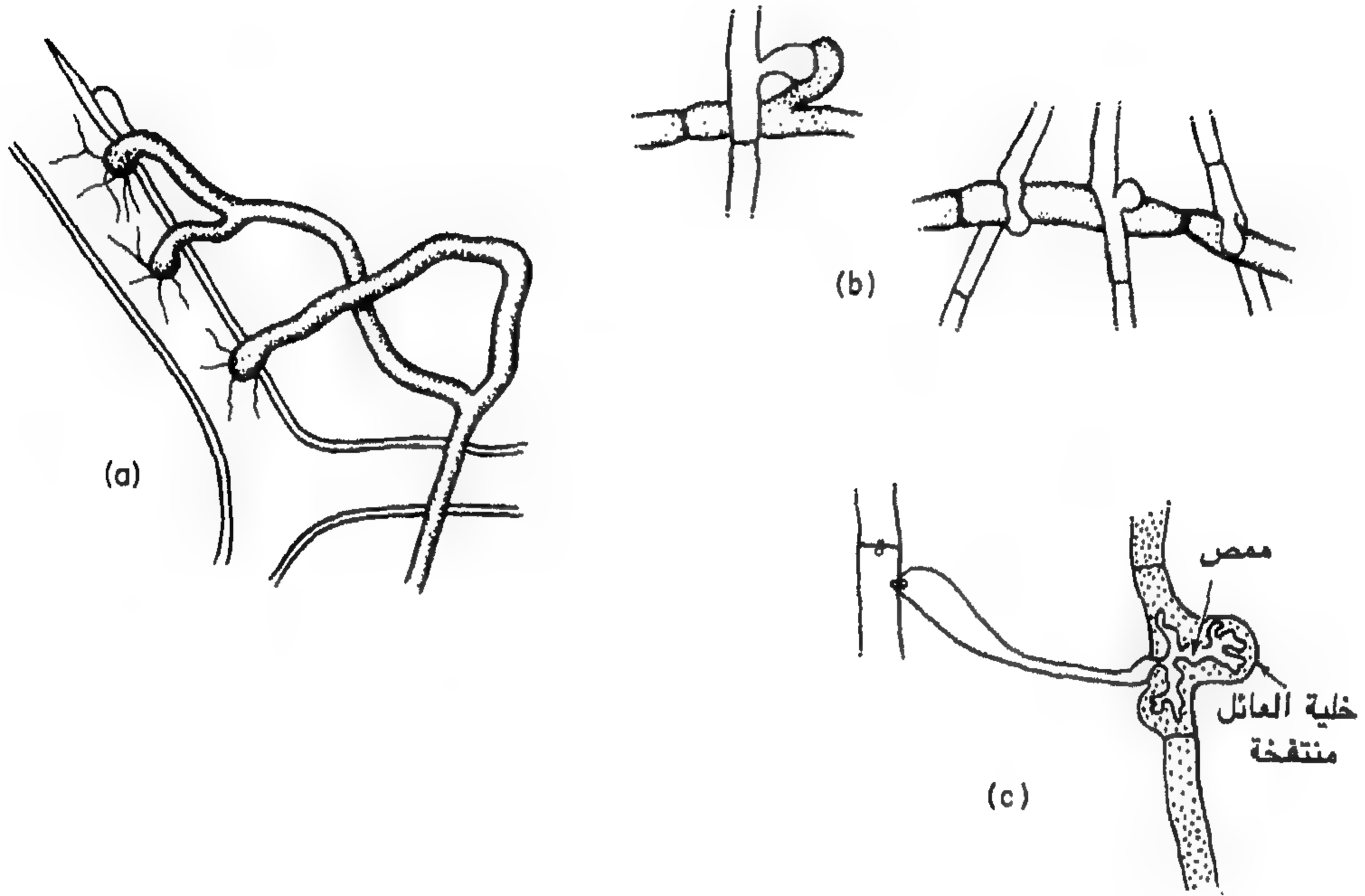
ويعرف أكثر من ٣٠ نوعا من الكيتيريدات تتطفل على كيتيريدات أخرى وفطريات بيضية خيطية . والكيتيريدات المتطفلة تخترق وتنمو داخل أو أعلى عوائلها وفى النهاية تحطم برتوبلازم العائل عندما تبلغ النضج . وعديد من الطفيليات الكيتيرية تتبع جنس *Rozella* ، الذى يسبب تضخما محليا متميزا فى العائل ، أو تقسيما فى خلية العائل ، أو كلاهما . وتظهر علاقة ثلاثية الأفراد للعائل والطفيل حيث يتطفل الفطر *Chytridium parasiticum* على الفطر *Chytridium suburceolatum* ، الذى يتطفل على كيتيريد آخر هو الفطر *Rhizidium richmondense* (willoughby , 1956) .



شكل (١٠٣) : الفطر *Claudopus subdepluens* ينمو على الفطر *Polyporus sp.* ، ولكن يبدو أنه غير متطفل .

وأفراد كثيرة من الميوكورالات متطفلة ، وتحدث الغالبية على ميوكورالات أخرى . تخترق هذه الفطريات العائل وتنتج ممصا ذو عدد من الأفرع القصيرة الاسطوانية (شكل ١٠٤) وجنس *Piptocephalis* هو أحد أمثلة هذا الطراز من التطفل . وتحت ظروف العمل ، لا يسبب تطفل الفطر *Piptocephalis virginiana* نقصا معنويا في وزن العائل (Berry , 1959) . ولم يعرف أى نوع من جنس *Piptocephalis* ينمو جيداً في غياب العائل ولكنه ينمو طبيعياً فقط على عائل . وترتبط درجة التطفل بواسطة الفطر *Piptocephalis* بكمية النيتروجين السائلة في ميسليوم العائل ، وتناسبها النسبة العالية من النيتروجين / الكربون وكذلك الأحماض الأمينية (Barnett and Binder , 1973) . وأفراد قليلة من

الميوكورالات تتسبب فى تكون كرة متضخمة عند نقطة الاتصال مع خلية العائل . وتتكون هذه الكرة من كل نهاية متفرعة أو متضخمة من هيفا الطفيل وما ينمو خارجى لهيفا العائل .



شكل (١٠٤) : أعضاء الامتصاص فى الطفيليات الفطرية حيوية المعيشة : (a) ممصات الفطر *Piptocephalis* ; (b) خلايا خطافية الاتصال للفطر *Gonatobotrys simplex* على عائله ، *Mucor* ; (c) ممص للفطر *Dispira simplex* فى خلية عائل منتفخة .

وتتطفل بعض أفراد الفطريات الديتيرية على أفراد أخرى من الفطريات الديتيرية ، البيضية ، الميوكورالات ، والفطريات الأسكية . وهذه الطفيليات لا تخترق العائل ، ولكن بدلا من ذلك فإنها تكون هيفات متخصصة تتصل بالعائل . وتملك الهيفات الاتصالية أطرافا مسطحة تلتصق بشدة بالعائل ، أو نتوءات

كروية أو اصبعية الشكل التى تشبك جزئياً خلية العائل ، أو تحورات أخرى (شكل ١٠٤) . ويجب أن يكون سيتوبلازم كلا من العائل والطفيل على اتصال إما خلال ثقب كبير يتكون فى الجدار عند نقطة تلاقى الفطرين أو خلال الأشرطة السيتوبلازمية التى تعبر نقطة التلاقى هذه (Hoch, 1978) . والطفيليات حيوية المعيشة قد تغير التركيب الظاهرى للعائل أو تسبب نقصاً بسيطاً فى معدل نموه والفطرين *Gonatobotrys simplex* ، *Calcalisporium parasiticum* هما من أمثلة هذه المجموعة ، ويناقشان فيما يلى .

الظواهر الفسيولوجية للطفيليات المتلاصقة :

Physiological Aspects of the Contact Parasites

إذا كان الطفيل سيثبت نفسه على عائل ، فإن جراثيمه يجب أن تكون قابلة للإنبات فى وجود العائل ثم يقوم بالاتصال بالعائل . ورغم أن جراثيم بعض الطفيليات يمكنها الإنبات فى الماء ، فإن جراثيم طفيليات أخرى تحتاج إلى مواد خارجية لى تنبت . هذه المواد الخارجية يمكن أن تقدم بواسطة العائل أو تكون نواتج طبيعية فى الطبقة التحتية (مثل المواد الغذائية أو افرازات الفطر العائل) . وقد يكون الاتصال بالعائل هو نتيجة لاستجابة غذائية . وتفرض أنابيب إنبات الفطرين *Gonatobotrys simplex* ، *Calcalisporium parasiticum* مواداً دافعة تسبب تفرع هيفات الطفيل أو تغيير اتجاه نموها وتنمو مباشرة تجاه العائل إذا كانت على مسافة حوالى ٤٠ ميكرون (Barnett and Lilly, 1958; Wahley and Barnett, 1963) .

بعد ذلك ، يجب على الطفيل الناجح أن يكون قادراً على تأسيس علاقة غذائية

مع العائل . وهذه العلاقة تسبق عادة باختراق العائل أو بتكوين إتصال سيتوبلازمى . وتختلف الفطريات العائلة فى قابليتها للطفيل . وقد تعزى طاقة العائل فى مقاومة الطفيل إلى عدم مقدرة الطفيل على انشاء علاقة غذائية مع العائل أو عدم قدرته على اختراق جدر العائل أو عمل اتصال سيتوبلازمى . والمقاومة للإصابة بالفطر *Calcalisporium parasiticum* يمكن أن تخدم كمثال . يتطفل هذا الكائن على أنواع من *Physalospora* ؛ يتكون ثقب كبير فى كل من جدارى الطفيل والعائل عند نقطة الاتصال ويصبح السيتوبلازم متصلا (Hoch, 1977 - b) . وقد تعزى المقاومة للإصابة إما إلى عدم مقدرة *C. parasiticum* على تأسيس هذا الاتصال السيتوبلازمى أو إلى نقص داخل العائل فى عامل نمو خارجى يكون مطلوبا بواسطة الطفيل . ولتبسيط هذه الحالة أكثر من ذلك ، فإن الفطر *C. parasiticum* لا يستطيع النمو فى غياب عائله إلا إذا أضيف إلى المزرعة مستخلص ميسليوم العائل . وفى العادة ، يستطيع الفطر *C. parasiticum* التطفل على الفطر *Physalospora obtusa* بشدة ؛ فى حين لا يستطيع التطفل على الفطر *P. rhodina* . والمستخلصات المائية لكل من الفطرين *P. rhodina* ، *P. obtusa* قادرة على دعم نمو الطفيل ، مما يشير إلى (١) أن عامل النمو المطلوب ظل داخل الميسليوم (ولم يفرز فى البيئة) ، (٢) أن الفطر *C. parasiticum* لا يستطيع التطفل على الفطر *P. rhodina* بسبب عدم المقدرة على تأسيس إتصال أولى (Barnett and Lilly, 1958) . ويعتقد أن عامل النمو هو مركب يشبه الفيتامين . وقد وجد عامل النمو هذا فى مستخلصات فطريات عديدة من الأسكية ، البازيدية ، والديتيرية (حيث تعزى المناعة إلى عدم مقدرة الطفيل على الحصول على عامل النمو) ، ولكنها لم توجد فى بعض الفطريات المختبرة (وفى هذه الحالة تعزى حالة المناعة إلى عدم وجود عامل النمو المطلوب

للطفيل) . وتحتاج الطفيليات الأخرى غير *C. parasiticum* إلى نفس عامل النمو .

وبعد أن يؤسس الطفيل نفسه ، فإن الغذاء الموجود في العائل هو الذى يؤثر على درجة التطفل ، حتى ولو لم يلاحظ تأثر العائل . وتختلف الطفيليات فى استجابتها لظروف العائل الغذائية المختلفة . ولمجموعة واحدة من الطفيليات ، تؤدي النسبة العالية من الكربون إلى النيتروجين فى بيئة العائل إلى نقص نمو الطفيل . وفى هذه الحالات ، يتغير التركيب الداخلى للعائل ويصبح أقل ملائمة لنمو الطفيل . وربما تؤدي زيادة تركيز الكربون إلى تفريغ المخزون النيتروجينى فى العائل ، مما يؤدي إلى مجاعة نيتروجينية للطفيل (Shigo et al., 1961) . وبالمقارنة ، فقد تلائم نفس هذه الظروف مجموعة أخرى من الطفيليات .

الطفيليات رمية التغذية (النيكروتروفية) : Necrotrophic Parasites

على العكس من الطفيليات البيوتروفية ، تحطم الطفيليات النيكروتروفية عوائلها الفطرية (بواسطة إنزيمات أو مواد سامة أخرى) ثم تمتص بعد ذلك المواد الغذائية من الخلايا الميتة . ورغم أن هذه الفطريات تعتمد فى غذائها على عوائلها الفطرية ، فهى لا تحتاج إلى أى مادة غذائية خاصة . والمدى العوائلى لهذه الطفيليات واسع ، مما يشير إلى أن موادها السامة غير متخصصة . وتستطيع غالبية هذه الفطريات من النمو مترمة على البيئات المعملية الشائعة كما لو كانت تنمو على تراكيب الفطر الميت . وتضم هذه الفطريات عدة أفراد من الفطريات الديتيرية وعدد من الفطريات البازيدية المسببة لتعفن الخشب .

ويخدم الفطر *Rhizoctonia solani* كمثال لهذا الطراز من التطفل (Butler,

(1957). وهذا الفطر هو طفيل شائع على النباتات ويمكن أن يصبح متطفلا على أفراد من الميوكورالات ، البيرونوسبورالات ، والفطريات الديتيرية . ويوجد طرازين رئيسيين للاصابة . الأول أن الطفيل يلتف حول العائل ولكنه لا يخترق العائل مطلقا . الثانى أن الطفيل يخترق العائل ويبنى هيفات داخلية وأحيانا يكون التفافات خارجية إضافية (شكل ١٠٥) . ويمكن أن يستحث الفطر *R. solani* لتكوين التفافات حلقيه حول ألياف من الصوف الزجاجى أو لاختراق ألياف من القطن عند غياب العائل . ويعتمد طراز الاصابة (يوجد أو لا يوجد اختراق) على نوع العائل .

ويحدث التفاف هيفات الطفيل دون الاختراق عندما يكون جنس *Pythium* هو العائل . وعندما ينمو *R. solani* على مستعمرة *Pythium* ، تتكون التفافات محكمة حول هيفات العائل . وبروتوبلازم الهيفات الملفوفة إما أن يتجمع فى شكل حبيبات زيتية أو يصبح ضئيل الكثافة جدا ثم يختفى . وفى النهاية تتكسر جدر العائل .

ويحدث إختراق العائل عندما يتم التطفل على الفطر *Gilbertella persicaria* (شكل ١٠٥) . تنتج هيفات إصابة جانبية قصيرة بواسطة الفطر *R. solani* وتخترق العائل . بعد الاختراق ، ينمو الطفيل سريعا داخل العائل حيث أنه يتفرع ويتضخم ليسقط ميسليوم العائل . وبعض الهيفات الداخلية للفطر *R. solani* تخترق جدر العائل ثم تنمو للخارج مرة أخرى . والحبيبات الشبيهة بالزيت قد تظهر فى سيتوبلازم العائل ، كما يختزل سيتوبلازم العائل .

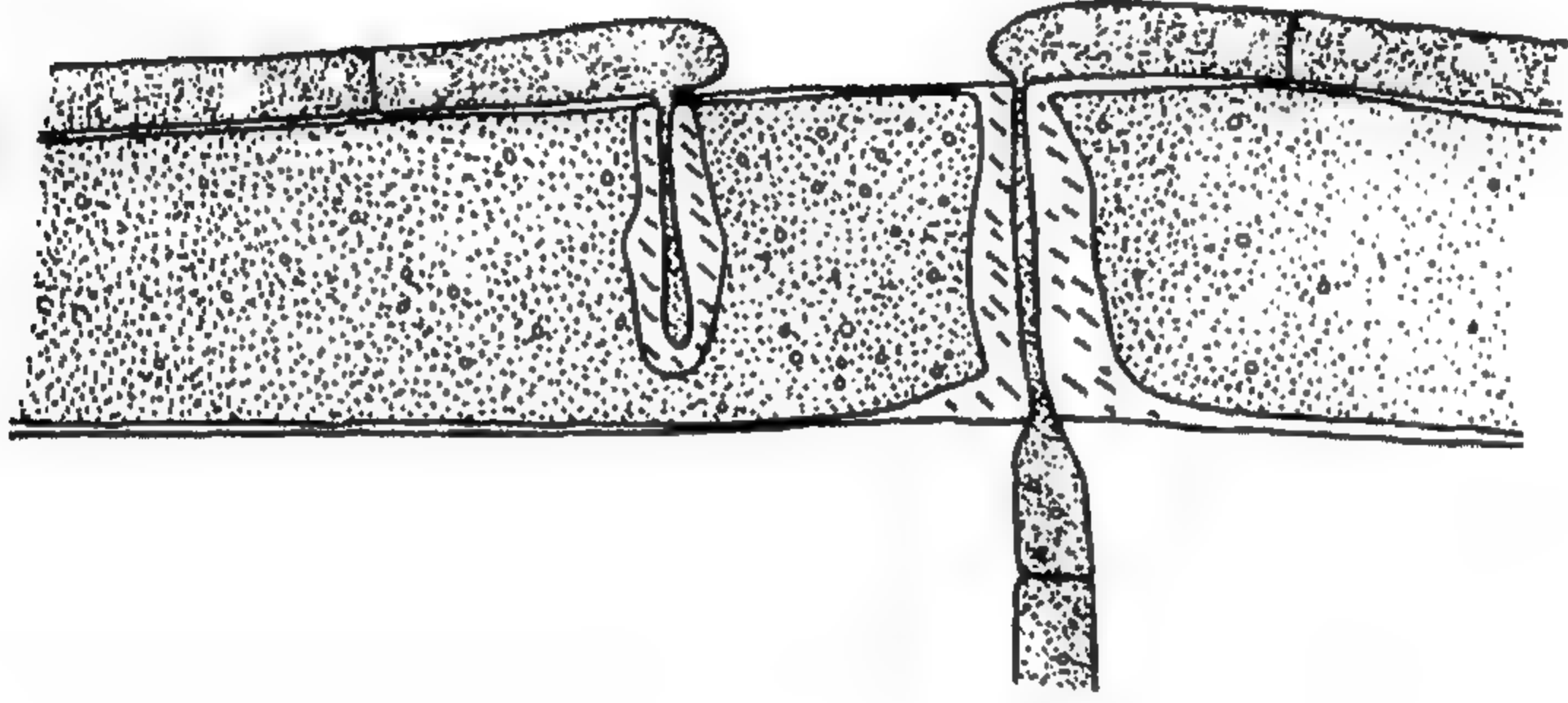
وقد يقاوم أحد العوائل غزو الفطر *R. solani* . ويحتمل أن تتم هذه المقاومة



شكل (١٠٥) : التطفل على الفطريات بواسطة الفطر *R. solani* : (a) الفطر *R. solani* يلتف حول عائل ، *Rhizopus stolonifer* . ستنمو هيفات إصابة داخلية من هذه الكتلة الهيفية الملتفة ؛ (b) الفطر *R. solani* داخل حامل اسبورانجى للفطر *Gilbertella persicaria* ؛ (c) مرحلة متأخرة من إصابة *R. solani* داخل *G. persicaria* . لاحظ الشبكة الهيفية للطفيل ، إختزال سيتوبلازم العائل ، والقطيرات زيتية الشكل .

بواسطة (١) تحطم أو تحلل الهيفات الداخلية بواسطة العائل أو (٢) تكوين جدر تفصل الأجزاء المتطفل عليها من ميسليوم العائل عن تلك الأجزاء التى لم يتم التطفل عليها بعد ، وبذلك يتوقف إنتشار الطفيل داخل العائل (شكل ١٠٦) .

وتحدث الإصابة القصوى للعوائل بواسطة الفطر *R. solani* تحت الظروف البيئية التى تلائم نمو كلاً من العائل والطفيل ، ولكن الواضح أنه لا يوجد عامل يلعب دوراً فعالاً فى تحديد القابلية للإصابة .



شكل (١٠٦) : هيفات إصابة للفطر *Rhizoctonia solani* وقد حوصرت بجدر العائل ، *Rhizopus stolonifer* . $\times 600$ تقريباً .

الفطريات كمتطفلات على الحيوانات : Fungi as Parasites of Animals

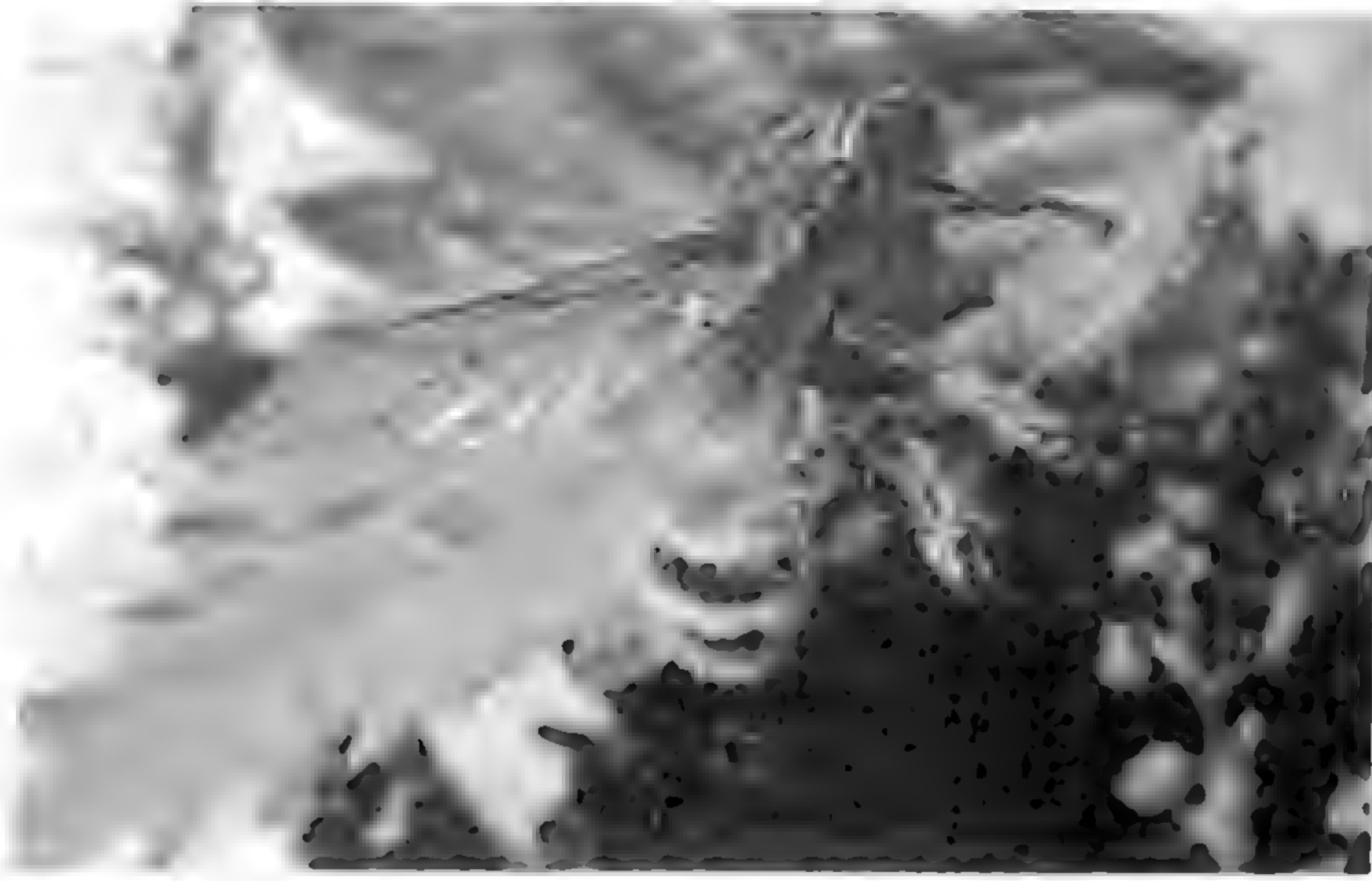
فى الحقيقة لا يوجد حيوان يخلو من التعرض للغزو بواسطة فطر متطفل ، وهو بذلك يخدم كعائل للفطر ومصدراً لغذائه . وتتباين الأمراض الفطرية على الحيوانات من تلك التى تسبب تهيجاً ظاهرياً بسيطاً فقط والذى يسبب - إذا وجد - قلة راحة خفيفة للعائل (مثل اللابولبينيات على الحشرات) إلى تلك القاتلة سريعاً .

طفيليات مفصليات الأرجل : Arthropod Parasites

يتطفل عدد كبير من الفطريات على الحشرات ، ومفصليات الأرجل الصغيرة الأخرى مثل اللحم والعناكب ، ومفصليات الأرجل الأكبر مثل الكابوريا . وتشمل طفيليات الحشرات بعض الكيتريدات ، وجميعها غالبا أفراد من الإنتوموفثورالات ، خمائر قليلة ، وأفراد عديدة من الفطريات الأسكية والديتيرية ، والفطر البازيدي *Uredinella* . وتهاجم الكابوريا أفراد من الفطريات البيضية وجنس *Fusarium* . وسنناقش أمثلة متخصصة لأمراض الحشرات .

إصابات إنتوموفثورا Entomophthora Infections : تعتبر معظم الحشرات قابلة للإصابة بواحد أو أكثر من ٤٠ نوعا لجنس *Entomophthora* . ومرض الإنتوموفثورا المؤلف لعدد من الأشخاص العاديين هو الذى تصاب به الذبابة المنزلية ويتسبب عن الفطر *E. muscae* (شكل ١٠٧) . والذباب المقتول بهذا الفطر يمكن أن يوجد شائعا متصلا بالنوافذ ، محاطا بهالة من الكونيديات التى تنطلق بقوة من الحوامل الكونيدية التى تظهر بين حلقات بطن الذباب .

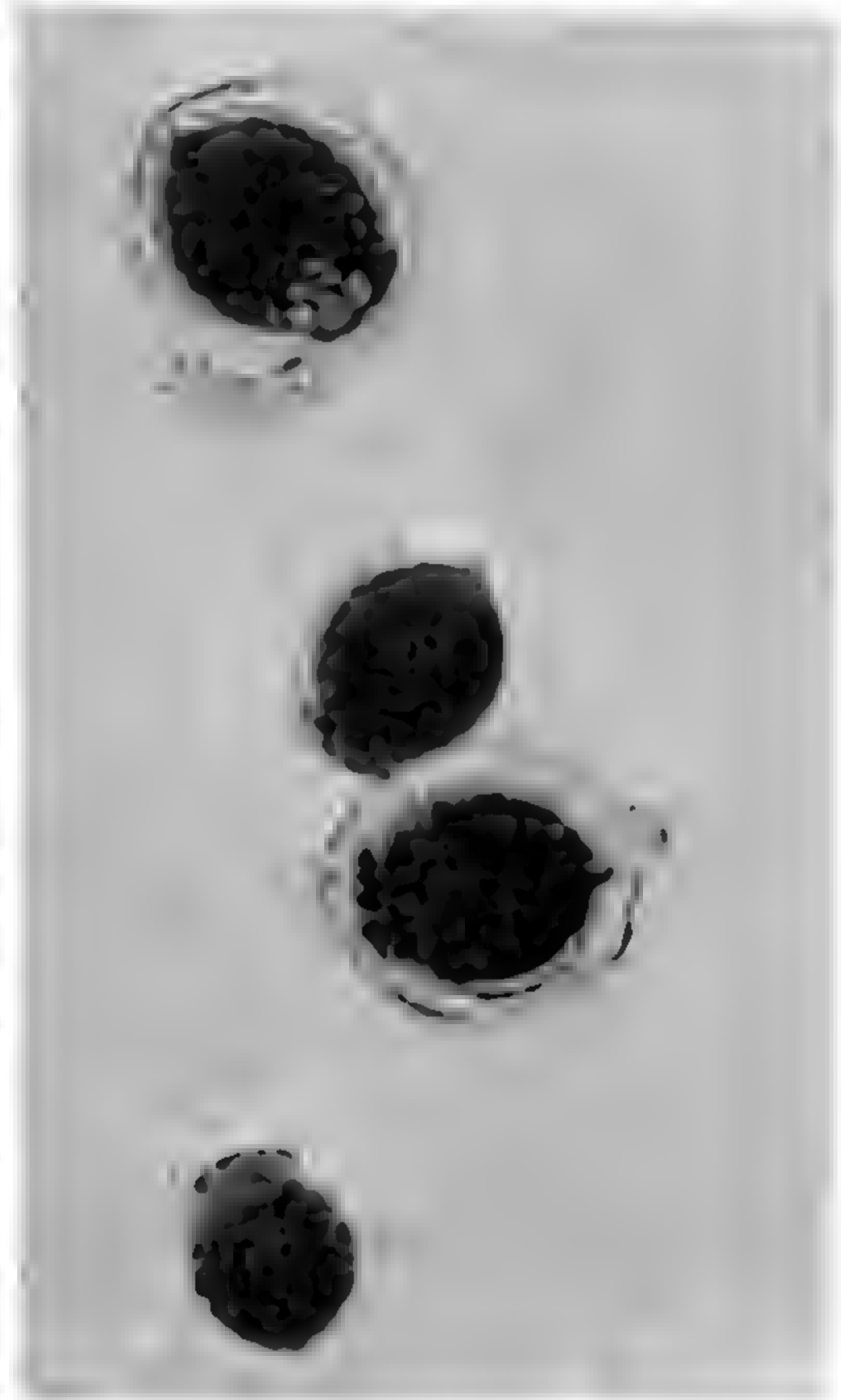
وتتشابه إصابة العائل بالطفيل ونمو الطفيل بعد ذلك لجميع أنواع *Entomophthora* (MacLeod, 1963) . تأتى حافظة جرثومية للاتصال مع العائل ؛ تتكون أنبوية إنبات من الحافظة الجرثومية وتخرق جسم الحشرة ، خاصة فى المناطق الرقيقة الموجودة بين الحلقات أو الرابطة للأطراف ، ثم تدخل تجويف الجسم . وبداخل العائل ، ينمو الفطر عادة بالتبرعم والانقسام حتى يمتلئ تجويف الجسم تقريبا بأجسام هيفية سميكة وقصيرة وتحتوى على بروتوبلازم دهنى (شكل ١٠٨) . وفى معظم الحالات ، تغزو هذه الطفيليات



(a)

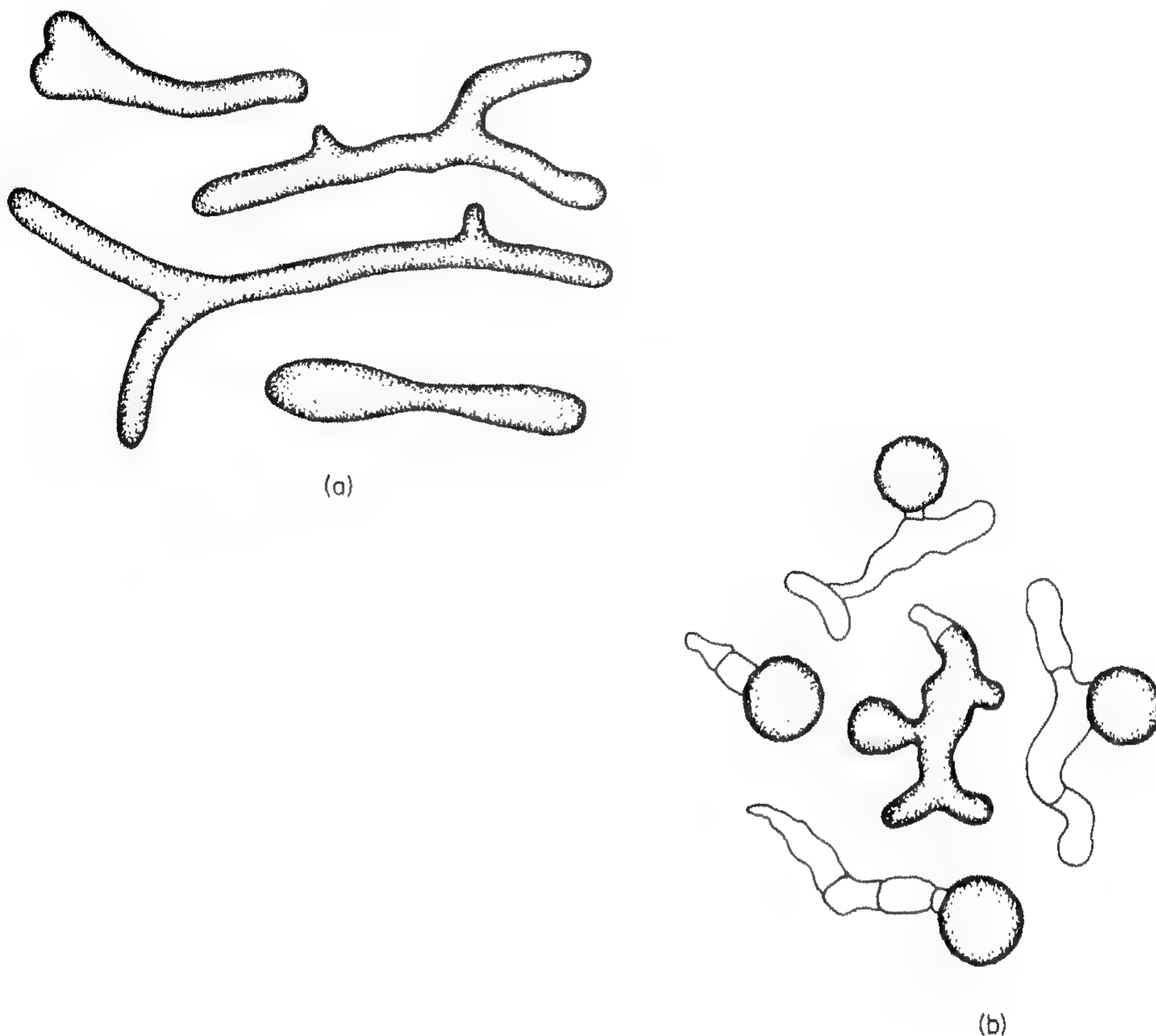


(b)



(c)

شكل (١٠٧) : الفطر *Entomophthora muscae* على حشرة عائل : (a) لاحظ حلقة الحامل الاسبورانجى وسادية الشكل والتي تبرز بين حلقات الحشرة العائل . $\times 4$: (b) كتلة بيضاء من الحواظ الاسبورانجية تتوزع حول الذبابة الميتة . $\times 5$: (c) الحواظ الجرثومية المنطلقة .

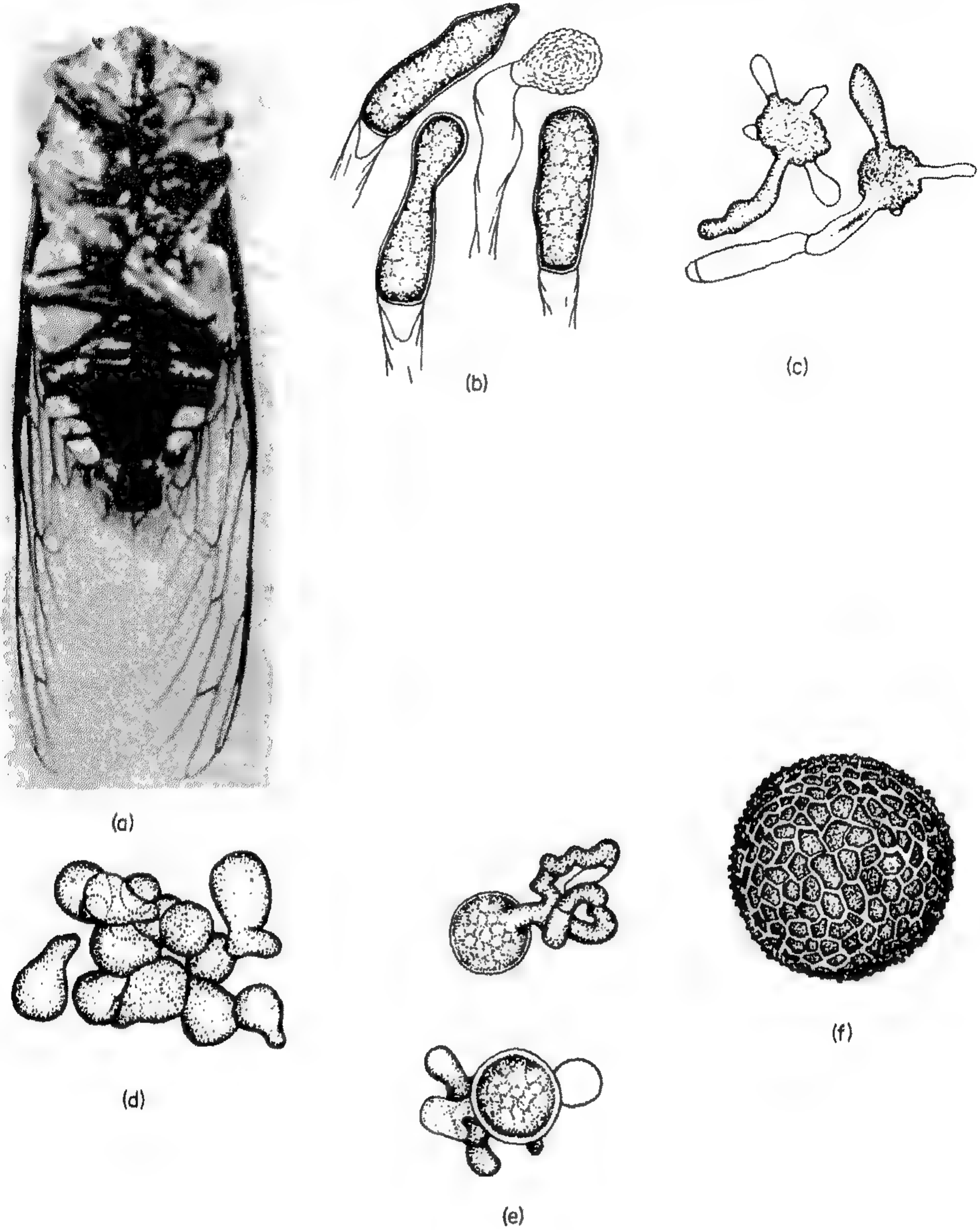


شكل (١٠٨) : الفطر *Entomophthora sphaerosperma* : (a) أجسام هيفية من حشرة بالغة حية ، (b) مراحل تكوين الجراثيم الزيجية (الجراثيم فى طور الراحة) . كلاهما $\times 400$.

الرأس ، الصدر ، والبطن ويمكن أن توجد أيضا داخل الرسغ . وفى النهاية تتحطم جميع التراكيب الداخلية للعائل ، تاركة فقط الفطر يملأ الهيكل الخارجى للحشرة . وأثناء المراحل المبكرة من الإصابة ، قد لا تكون هناك تأثيرات واضحة للمرض ، ولكن مؤخرا تصبح الحشرة خاملة . وقد تصبح الاناث عقيمة ، مما يؤدي إلى اختزال أعداد الحشرة . وقبل الموت مباشرة - عادة ٥ - ٨ أيام بعد

الاصابة - يتجول العائل على أنصال الحشائش ، حتى يسكن على الجاند السفلى لفرع أو ورقة ، أو يبحث عن وضع أعلى . ويتميز الموت بحدوثه فى فتر بعد الظهر ما بين الساعتين ٣ ، ٧ مساءً . وعند الموت ، يلتصق العائل بالطبق التحتية الأخيرة عن طريق أشباه جذور ينتجها الفطر الذى يكون فى نفس الوقت حوامل اسبورانجية وحوافظ جرثومية . وتظهر الحوامل الاسبورانجية عادة من خلال المساحات بين الحلقات ، مكونة حلقات بشكل الوسادة تحيط أجزاء من الحشرة . وتتكون الحوامل الاسبورانجية أثناء الليل وتطلق حوافظها الجرثومية فى الصباح التالى بينما لا يزال الندى موجودا . ويمكن أن يوقف تكون الحوافظ الجرثومية بالتكاثر الجنسى الذى يؤدى إلى تكوين جراثيما زيجية داخل تجويف الجسم (شكل ١٠٨) .

إصابات ماسوسبورا *Massospora Infections* . يتبع جنس ماسوسبورا أيضا الانتوموفثورالات ، ولكنه - على عكس انتوموفثورا - يتكون من أنواع قليلة نسبيا . وأكثر الأفراد معرفة فى هذه المجموعة الفطر *Massospora cicadina* (شكل ١٠٩) ، وهو طفيل على الجراد ذو السبعة عشر عاما (MacLeod, 1963) . ومن المحتمل أن تحدث إصابة الجراد تحت الأرض فى بعض الوقت خلال كمونه الطويل . وتتحدد الاصابة بنعومة الأنسجة على الجزء الخلفى لجسم الجراد ، وفى بعض الأحيان ، تتحدد فى الحشرات المذكرة . وعلى العكس من أنواع *Entomophthora* ، يكون هذا الطفيل حواظا جرثومية بيضاوية فى مجموعات داخل تجاويف فى البطن والتى لا تنطلق بقوة . وأثناء المراحل الأخيرة من الاصابة ، تتساقط الأجزاء الخلفية من البطن فى تتابع . وتصبح الحلقة المكشوفة مملوءة بالحوافظ الاسبورانجية التى تتكسر على سطح الحلقة الشيتينية ككتلة ذات لون كريمى . وعندما تجف كتلة الحوافظ الجرثومية ، تسقط ، وتكرر



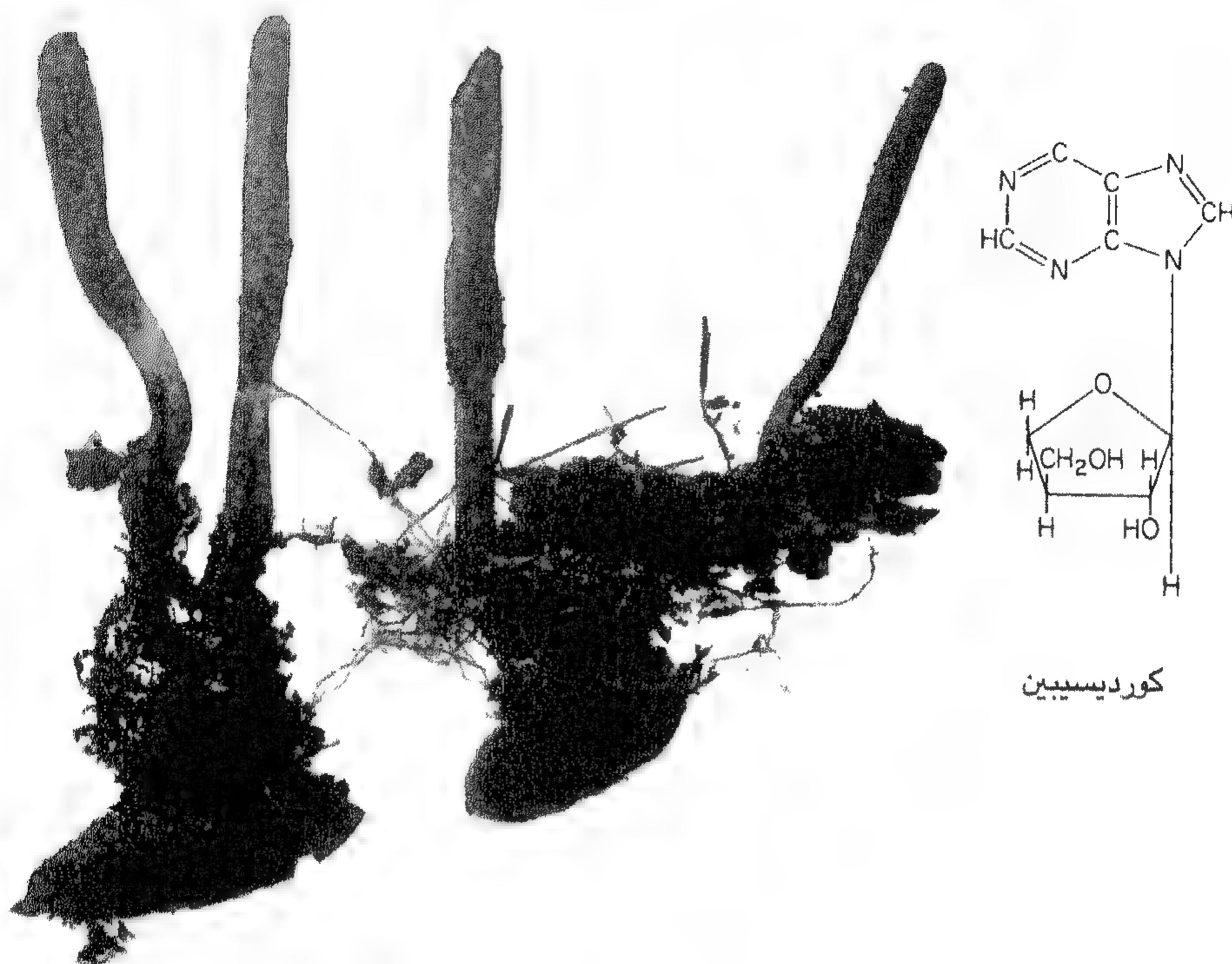
شكل (١٠٩) : الفطر *Massospora cicadina* : (a) حشرة مريضة ويلاحظ الفطر محددًا على الحشرات الخلفية . $\times 8$; (b) مراحل تكوين الحواظ الجرثومية على الحوامل الاسبوارانجية . $\times 568$; (c) حواظ جرثومية نابذة . $\times 580$; (d) أجسام هيفية . $\times 268$; (e) جراثيم زيجية صغيرة مع أجسام هيفية متصلة . $\times 268$; (f) جرثومة زيجية ناضجة . $\times 568$.

العملية حتى سقوط آخر حلقة فى البطن فى النهاية . وتظل الحشرات فى الطيران حتى يبقى الرأس والصدر فقط . وقد تتكون جراثيما كامنة بنية داكنة (الجراثيم الزيجية) داخل البطن بعد توقف الطور الحافضى .

إصابات كورديسبس *Cordyceps Infections* : إن أكبر جنس فردى فى الطفيليات الحشرية يقع فى الفطريات الأسكية وهو جنس *Cordyceps* (هيبوكيريات) ، والذي يضم حوالى ٢٠٠ نوعا . والحشرات التى تصاب بجنس *Cordyceps* تتبع أساسا رتب نصفية الأجنحة ، ثنائية الأجنحة ، حرشفية الأجنحة ، غشائية الأجنحة ، غمدية الأجنحة . وتصاب اليرقات بشدة . كما يهاجم الفطر أنواعا قليلة من العناكب .

وأنواع جنس *Cordyceps* كانت أول الفطريات التى عرفت بمهاجمة الحشرات ، بسبب حشياتها الملونة كأسية الشكل المتميزة التى تخرج من الحشرة المريضة (شكل ١١٠) . وقد وصفت هذه الحشرات المصابة قبلا على أنها «زنابير الخضر» ، «ديدان النبات» ، أو «الأشجار» النامية من الحشرات (McEwen, 1963) . وفى الصين ، اعتبرت اليرقات المصابة بجنس *Cordyceps* أنها علاج وطعام ذو مذاق طيب ، وكانت تعد فى الشوربة . ونظرا لأنها كانت مرتفعة الثمن ، فإن الطبقات المتوسطة والأعلى هى التى كانت تتناولها (Hoffman, 1947) .

وربما يكون الفطر *Cordyceps militaris* هو أكثر الأفراد معرفة فى هذه المجموعة وسيخدم كمثال لتاريخ حياة هذه الفطريات (McEwen, 1963) . وتتجزأ الجرثومة الأسكية المنطلقة فى المواجهة إلى عدد من أجزاء أصغر ، والتى تهبط بعد ذلك على الجلد الرطب ليرقة . يتحول جزء الجرثومة إلى الشكل



شكل (١١٠) : يسار : ثمار أسكية للطفيل الحشري *Cordyceps militaris* على عذارى البعائل .
× ٤٠٠ . يمين : مركب كورديسيپين .

المستدير ، وتخرج أنبوبة إنبات تخترق الجلد مباشرة بإذابة الشيتين . وداخل اليرقة ، تنتشر هيفات أسماك بين العضلات والنسيج الدهنى فى جميع تجويف الجسم . تتجزأ الهيفات إلى عدد من الحلقات الاسطوانية ، وتمر إلى الدم ، حيث تستطيل إلى عدة أضعاف حجمها الأصى . وتتقسم الحلقات إنقساماً متكرراً بتكوين جدرا عرضية وبالتبرعم لتكون أجساماً وحيدة الخلية إضافية . تنتشر هذه الخلايا خلال اليرقة حتى تملأ تجويف الجسم ، وفى نفس الوقت يحدث إحلال أو هضم الدم والأنسجة الرقيقة . وعند هذه النقطة ، تصبح اليرقة ناعمة

ومتراخية ثم تموت . وبعد موت الحشرة ، يصبح جميع تجويف الجسم (باستثناء القناه الهضمية) مملوءا بالخلايا المتبرعمة ، ويتمدد الغلاف أكثر من حجمه وينتفخ . وفى أيام قليلة ، يحل محل معظم أنسجة الحشرة داخل هيكلها الخارجى أنسجة فطرية ، وتصبح الكتلة كلها صلبة . وأنسجة الحشرة تقاوم التحلل بشدة بسبب إنتاج المضاد الحيوى كورديسييين (شكل ١١٠) ، بواسطة الطفيل (Madelin, 1966) . والطور الكامل للفطر ، هو حشية ثمرية لحمية صفراء أو حمراء كأسيية الشكل ، تخرج من اليرقة المحتوية على الحشية . تتكون ثمارا أسكية قارورية فى الجزء القمى المنتفخ من الحشية الثمرية .

أمراض المسكردين Muscardine Diseases : إن كلمة «مسكردين» بالفرنسية تعنى «بونبون» ، ومصطلح «مسكردين» قد اشتق منها بواسطة علماء الأحياء الفرنسيين ؛ وهو مصطلح وصفى لعدد من أمراض الفطر التى تحول الحشرة إلى مومياء بيضاء ، تشبه البونبون لحد ما أو البندق المسكر . والفطر المسئول عن عدد كبير مما سمي بأمراض المسكردين هو *Beauveria bassiana* ، أحد أفراد الفطريات الديتيرية . ويسبب هذا الفطر مرضا فى دودة الحرير ، ثاقب الذرة الأوروبى ، يرقات الفراش القارض وحشرات أخرى (شكل ١١١) . وهذا الفطر أيضا طفيل ضعيف على الحيوانات القارضة والانسان (Macleod, 1954; Petch, 1925; Steinhaus, 1949) .

وأمراض المسكردين المتسببة عن الفطر *B. bassiana* متشابهة ، وتخدم الإصابة المعروفة ليرقة الحرير كمثال (Beauveria, 1914; Steinhaus, 1949) . وفى ديدان الحرير ، تنتقل كونيديات الفطر *B. bassiana* من فرد لآخر عند الاحتكاك . تنبت الكونيديات عن طريق أنبوبة إنبات تخترق مباشرة الجلد

السليم . ورغم أن الاختراق المباشر خلال الجلد هو القاعدة المفضلة في الحشرات المدروسة ، فإن Gabriel (1959) أوضح أن الكونيديات الموضوعة في القناة الهضمية بواسطة ماصة ميكرومترية ستنتب في بعض الحالات وتخرق الطبقة المبطنة للقناة الهضمية . ويفترض أن اختراق دودة الحرير يحدث عن طريق توافق من الضغط الميكانيكي وإفراز إنزيم ، كما هو الحال في ثاقب الذرة (Lefebvre, 1934) . يتقدم الخيط الفطري خلال يرقة دودة الحرير ويهضم الشيتين أثناء مروره ، محطما الشيتين . وعندما يخترق الخيط الفطري خلال الكيوتيكل إلى تجويف جسم الحشرة ، فإن أعداد خلايا الدم تزداد في فراغ الميسليوم . يتحطم نسيج تحت البشرة ، ويتعدد الفطر في الدم في صورة خيوط قصيرة أو أجسام هيفية تتوزع في جميع أجزاء جسم الحشرة ، وفي النهاية تحطم جميع الأعضاء الداخلية .



شكل (١١١) : الفطر *Beauveria bassiana* على خنفس ميت . $\times 2$.

وبتقدم المرض ، يتناقص حجم الدم وعدد خلايا الدم ، فى حين يظهر الفطر زيادة مطردة . كما تحدث تغيرات محددة أيضا فى تركيب الدم : تتغير الحموضة الطبيعية إلى قرب التعادل ، تختفى أحماضا أمينية محددة (خاصة بعد الموت) ، وتتكون بلورات من حمض الاكساليك . كما يتكون أيضا سم فى الدم ، وإذا حقن هذا السم فى يرقة سليمة ، سيؤدى إلى انتفاخها وتصلب جسدها . وفى المراحل الأخيرة من الإصابة ، تقل حركة الدورة الدموية ثم تتوقف ، وتصبح مكونات الدم فى صورة معجون . ويمكن أن يعزى جزء من القتل الفعلى للحشرة إلى زيادة لزوجة الدم (Madelin, 1963) .

وبعد الموت ، يتصلب جسم الحشرة بسرعة ويصبح محمر اللون . وتظهر هيفات الفطر *B. bassiana* خلال ٢٤ - ٤٨ ساعة من الداخل إلى الخارج حيث تنتج جراثيما كونيدية تحت الظروف الرطبة . وفى نفس الوقت تتكون بلورات لامعة ، ربما من أكسالات الأمونيوم والمغنسيوم .

وقد يسبب مرض المسكردين فى ديدان الحرير خسائر إقتصادية بالغة لمربى الدودة . وهذا المرض شديد الإصابة بصفة خاصة فى فرنسا وإيطاليا ، لدرجة الحجر على الأماكن المصابة وعدم السماح للعاملين فيها بزيارة الحاضنات السليمة . ويحدث التلوث للأفراد السليمة بالجراثيم الكونيدية التى تأتى أساسا من الاحتكاك بالأفراد المصابة . ويتم التلوث بسهولة إذا وجدت الجراثيم الكونيدية فى غرف أو صناديق التربية ، وتبقى الجرثومة حية لمدة تصل إلى خمس سنوات فى الهواء الجاف مما يشكل مشكلة كبرى . وإذا ظهر المرض أثناء موسم التربية ، يجب فصل اليرقات المصابة بالأيدى ، أو للتأكيد الأكثر ، يجب عزل جميع اليرقات المصابة عن الغذاء بحاجز من سلك غريبال . فتستطيع يرقات

الحرير السليمة التجول خلال الحاجز للحصول على الغذاء ، فى حين لن تستطيع الأفراد المريضة من فعل ذلك ويمكن أن تؤخذ وتستبعد . وعندئذ تحرق اليرقات المريضة والميتة . وبين فصلى التربية ، يجب تعقيم الأماكن المحيطة بواسطة مبيد فطرى .

الطفيليات الفطرية كعوامل مكافحة حيوية Fungus Parasites as Biological Control Agents : إن حدوث الإصابات فى الطبيعة يحتل أن تكون مسئولة عن تحديد أعداد الحشرات . فعلى سبيل المثال ، حشرة البق الدقيقى فى الموالح ليست آفة خطيرة فى فلوريدا لأنها تصاب بالفطر *Entomophthora fumosa* الذى يلائمه فصل النمو الدافئ المطير . وبالمقارنة ، تكون نفس حشرة البق الدقيقى فى الموالح من الآفات الخطيرة فى كاليفورنيا ، حيث يتزامن فصل الأمطار مع الأشهر الباردة ، وذلك لا يناسب نمو الفطر *E. fumosa* ويسمح للآفة الحشرية بالتعدد لأرقام كبيرة (Steinhaus, 1949) . وإذا كان تعداد آفة حشرية ما يختزل بشكل ملحوظ بواسطة فطر فى الحقل ، فكان من المفروض أن توجد أعداد كبيرة من العائل ، مستوى عال من جراثيم الفطر كلقاح ، وظروف جوية ملائمة . والأمطار المتقطعة التى تحافظ باستمرار على وجود رطوبة نسبة عالية مع غشاء مائى فى نفس الوقت هى ظروف مناسبة عموما . فالرطوبة تحافظ على اللقاح الفطرى فى صورة حيوية ، فى حين يناسب الغشاء المائى الانبات . وتتباين الاحتياجات الحرارية ، ولكن تقع الدرجة المثلى عموما بين ٢٠ م° ، ٣٠ م° (Ferron, 1978; Hagen and Van den Bosch, 1968; Mackauer and Way, 1976) .

وقد بذلت مجهودات عظيمة لمعرفة كيف نستخدم إصابة الحشرات بالكائنات

الحية الدقيقة الممرضة لمكافحة الآفات الحشرية . وفائدة مكافحة الحيوية هي توفر كائنات حية دقيقة كثيرة متخصصة على العائل ويمكن استخدامها لمقاومة آفة حشرية خاصة بينما لا يكون ذلك ضارا بالأنواع المفيدة . وبالمقارنة ، تقتل المبيدات الحشرية كلا من الحشرات المفيدة والضارة كما تترك مخلفات كيميائية على أجزاء النبات الذي سيستخدم كغذاء . وقد أجريت مشاريع بحثية عديدة في جميع بلاد العالم (Ferron, 1978) . وبصفة عامة ، كانت هناك بعض قياسات للنجاح ، خاصة مع الطفيليات الفيروسية والبكتيرية . أما النجاح مع الطفيليات الفطرية فقد كان نادرا لحد ما .

ويمكن أن يشمل استخدام الفطر الطفيلي لمكافحة الحشرات باتباع الآتى :

(١) تعديل الظروف البيئية بالطرق الزراعية لاعطاء فرصة لحدوث الإصابة الطبيعية ، فمثلا ، يمكن رش المحاصيل بالماء لزيادة الرطوبة ، أو (٢) تقديم طفيل فطري مناسب إلى مجموعة كبيرة من الحشرات . وقد وضعت معظم العمليات في الطريقة الثانية . وقد أجرى البحث الأول في هذا الموضوع بواسطة (1927) Dustan ، الذى وضع حشرات مريضة فى صندوق ثم أطلق بعضها لتصيب آفات حشرية سليمة . وقد تحصل على مكافحة جزئية لبقة التفاح الخضراء ومصاص التفاح الأوربي . وفى الدراسات الأحدث ، تنتخب السلالات الأكثر قدرة مرضية فى المعمل ، تنمى على مزرعة للحصول على عدد كبير من الجراثيم ، ثم تنشر صناعيا فى الحقل . ويجب أن تختار السلالات المناسبة ذات القوة المرضية للآفات الحشرية والمتخصصة للعائل لدرجة أنها لا تكون محددة فقط على الآفات الحشرية بل أيضا لا تكون ممرضة للفقاريات . وحاليا ، توجد حالات بسيطة فقط توضح ظهور أخطار لافتقار التخصصية للعوائل الحشرية . وإذا ما عزلت السلالة المناسبة وزرعت ، فإنها يجب أن تطلق فى الحقل تحت ظروف مناسبة . وهذه لحد

ما صعبة ، إذ يعتمد النجاح غالبا على كثافة الآفة الحشرية ، الرطوبة ، أو هطول الأمطار (Ferron, 1978) . وعلى سبيل المثال ، رغم أن أنواعا من جنس *Entomophthora* تصيب المن وتقلل أعداده الطبيعية ، فإنه من الصعب الحصول على معدل موت عالي باستخدام الجراثيم المقدمة لأن المن عموما لا يتوفر بكثافة كافية للسماح بنشاط الفطر (Hagen and Van den Bosch, 1968) .

وتشير الدراسات الحقلية أن حشرات محددة يمكن مكافحتها بالفطريات الممرضة تحت الظروف التجريبية . فمثلا ، حوالي ٦٠ ٪ من يرقات البعوض الخارجية من بيض خال من الإصابة يمكن أن تصبح مصابة بالفطر *Coelomyces* في الطبيعة ، وبذلك يمكن اقتراح أن النشر الصناعي للفطر *Coelomyces* بواسطة الإنسان يمكن أن يكون مفيدا في مقاومة البعوض (Chapman, 1974) . وفي الاتحاد السوفييتي ، استخدم معلق جراثيم كونيدية للفطر *Beauveria bassiana* لمكافحة خنفساء كلورادو والفراشات القارضة . وكان استخدام الفطر *Metarhizium anisopliae* فعالا في اختزال تعداد خنفساء نخيل جوز الهند في تونجا ونطاط الأوراق على قصب بالسكر في البرازيل .

والآن يوجد تحضير يحتوى على كونيديات الفطر *M. anisopliae* متاحا للزراع في البرازيل ، الذين بدأوا استخدام المكافحة الحيوية في عملياتهم اليومية . وعموما ، يتطلب الأمر تطورا أكثر قبل استخدام الأمراض الفطرية كمادة مقرر زراعي لمكافحة الآفات الحشرية (Ferren, 1978) .

الفطريات كطفيليات على الطيور والثدييات :

Fungi as Parasites on Birds and Mammals

إن الطيور والحيوانات الثديية ، بما فيها الانسان وحيواناته الأليفة هي عرضة للمهاجمة بعدد من الفطريات المرضية . ويصطلح على مرض الحيوانات عموما باسم ميكوزيس Mycosis ، ويشترك اسم هذا المرض العام بإضافة -osis أو -mycosis إلى اسم الفطر المسبب . فعلى سبيل المثال ، مرض سبوروتريكويزيس sporotrichosis - وهو شائع بصفة خاصة بين العاملين فى الحدائق ومحلات الزهور وجامعى الفراولة - يتسبب عن الفطر *Sporotrichum schenckii* ، وهو فطر يوجد على النباتات ويدخل جسم الانسان فى مناطق الجروح ، التى ربما تتسبب عن طريق الأشواك . ومرض كوكسيديوميكوزيس Coccidiomycosis - مرض رئوى فى الحيوانات القارضة ، حيوانات أخرى ، والانسان - يتسبب عن الفطر *Coccidioides immitis* . وبعض الأمراض ، مثل القدم الرياضى أو القوباء ، تعرف ببساطة عن طريق اسمها الوصفى الشائع .

والأمراض الفطرية للحيوانات الراقية والانسان قليلة ، وربما نادرة لأن الفرد يهرب من الإصابة الفطرية أثناء حياته . أما الأمراض الشائعة مثل قوباء الرأس فغالبا تحدث بنسب وبائية بين أطفال المدارس أو بين حيوانات المزرعة . وأصيب أفراد كثيرة بأمراض خفيفة تم شفاؤهم منها سريعا وقد عرفوا أنهم أصيبوا بمثل هذا المرض فقط عندما اختلطوا بعينات مصابة . ويبدو أن بعض الأمراض تحدث بين الناس فى مواقع معينة . فعلى سبيل المثال ، يحدث مرض الهستوبلازموزيس histoplasmosis بكثرة بين العاملين بمزارع الدجاج ومستكشفى الكهوف لأن عطر المسبب يوجد فى التربة وفى زرق الدجاج ، الطيور الأخرى ، والخفافيش

ويمكن أن تتعلق الجراثيم بالهواء . وبالرغم من الحدوث الشائع للأمراض الفطرية ، فإنه توجد نسبة موت قليلة نسبيا بين البشر والتي تعزى مباشرة إلى هذه الأمراض . ففي عام ١٩٧٣ ، عزيت ٥٣٠ حالة وفاة فقط في الولايات المتحدة للأمراض الفطرية (Emmons et al., 1977) .

الفطريات The Fungi : تنتمي الفطريات التي تسبب أمراضا للحيوانات الراقية إلى مجاميع فطرية مختلفة ، متراوحة بين أمثلة قليلة في الكيتريدليات إلى بعض أفراد في الأجاريكالات . وتتسبب أمراض القطيع بواسطة أفراد من الميوكورالات (*Mucor, Absidia and Rhizopus*) ، والتي يمكن أن تغزو الجهاز العصبي المركزي أو تسبب إجهاضا . وتتسبب غالبية الأمراض بالطور الكونيدى لأفراد من الفطريات الأسكية أو الديتيرية . وفي الفطريات الأسكية ، تتضمن الفطريات الممرضة الخمائر ، الفطريات الأسكية البكتوميستية ، والفطريات الأسكية القارورية . وتتضمن أفراد الفطريات البازيدية المعروفة بتطفلها على الحيوانات الفطر *Ustilago maydis* (المسبب المرضي لتفحم الذرة) الذي عزل من حالة إصابة لعامل مزرعة (Fischer, 1965) ، *Ustilago hypodytes* ، الذي يسبب بقعا جلدية بين العاملين في قصب السكر وصانعي السلال (Bereston, 1974) ، وفطرى عيش الغراب *Coprinus cinereus* ، *Schizophyllum commune* . (Rippon, 1978)

والمدى العوائلى متسع نسبيا . في هذه المجموعة ، ويمكن لفطر متطفل أن يصيب عدة أنواع حيوانية . ومعظم الأمراض التي تصيب الانسان تحدث أيضا على الحيوانات المنزلية والبرية . والفطر *Entomophthora coronata* - أحد أفراد الإنتوموفثورالات التي تسبب أمراضا للحشرات - يسبب أيضا مرضا

للخيل والبشر يتميز بسيولة الأنف ، وكتل حبيبية تحت جلد الوجه ، وإصابة الأطراف . ويمكن أن توجد درجة من التخصصية فى حالات معينة . فمثلا كوكسيديوميكوزيس يحدث كثيرا بين الذكور ذوى الجلد الغامق (السود ، المكسيكيين ، والفيليبينيين) بين أعمار ٣٠ ، ٥٠ سنة ، فى حين تتمتع الإناث ذوات البشرة البيضاء بالمناعة العظمى لهذا المرض .

ومعظم الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات الراقية طفيليات اختيارية ويمكن عزل هذه الفطريات بانتظام كبير من التربة . وهى تتحين الفرصة ، فإذا تمكنت من دخول حيوان خلال جرح أو قسبة هوائية فإنها تتحول إلى متطفلة . والفطريات *Rhizopus* ، *Aspergillus fumigatus* ، *Coccidioids immitis* مترممت شائعة تنتشر باتساع فى البيئة ومع ذلك يمكنها إحداث أمراضا خطيرة . ورغم أن جراثيم مئات عديدة من أنواع الفطريات المترمة يمكن أن تستنشق داخل الانسان أو الحيوان ، تقع على الجلد من اتصال مباشر ، أو تدخل الجروح ، فإن عددا بسيطا جدا من الأنواع هو الذى يستطيع إحداث الإصابة . فحوالى ٦٠ نوعا فقط من الفطريات يمكن عزلها بانتظام من أعضاء الانسان ، وقد عزل ضعف هذا العدد على الأقل فى حالات نادرة (Emmons, 1960) . وباستثناء أفراد الجلد ، فإن التربة تخدم كمصدر لقاح للفطريات الممرضة . واحتكاك حيوان بحيوان أو إنسان بانسان يندر أن ينتج عنه انتشار الطفيل . والتطفل الاجبارى نادر أو غائب بين الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات الراقية ، ولم يعرف أى فطر إجبارى التطفل على الانسان .

وتقع الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات فى ثلاث مجموعات رئيسية :
(١) الفطريات التى تسبب إصابات جهازية عميقة داخل الأنسجة (متضمنة

الأعضاء الحية أو الجهاز العصبى) وهى غالبا خطيرة ؛ (٢) فطريات (الجلد) التى تسبب إصابات ظاهرة وعادة بسيطة على الجلد ، القرون ، أو أنسجة تحت البشرة ؛ (٣) الفطريات التى تسبب إصابات وسط فى شدتها بين النوعين السابقين .

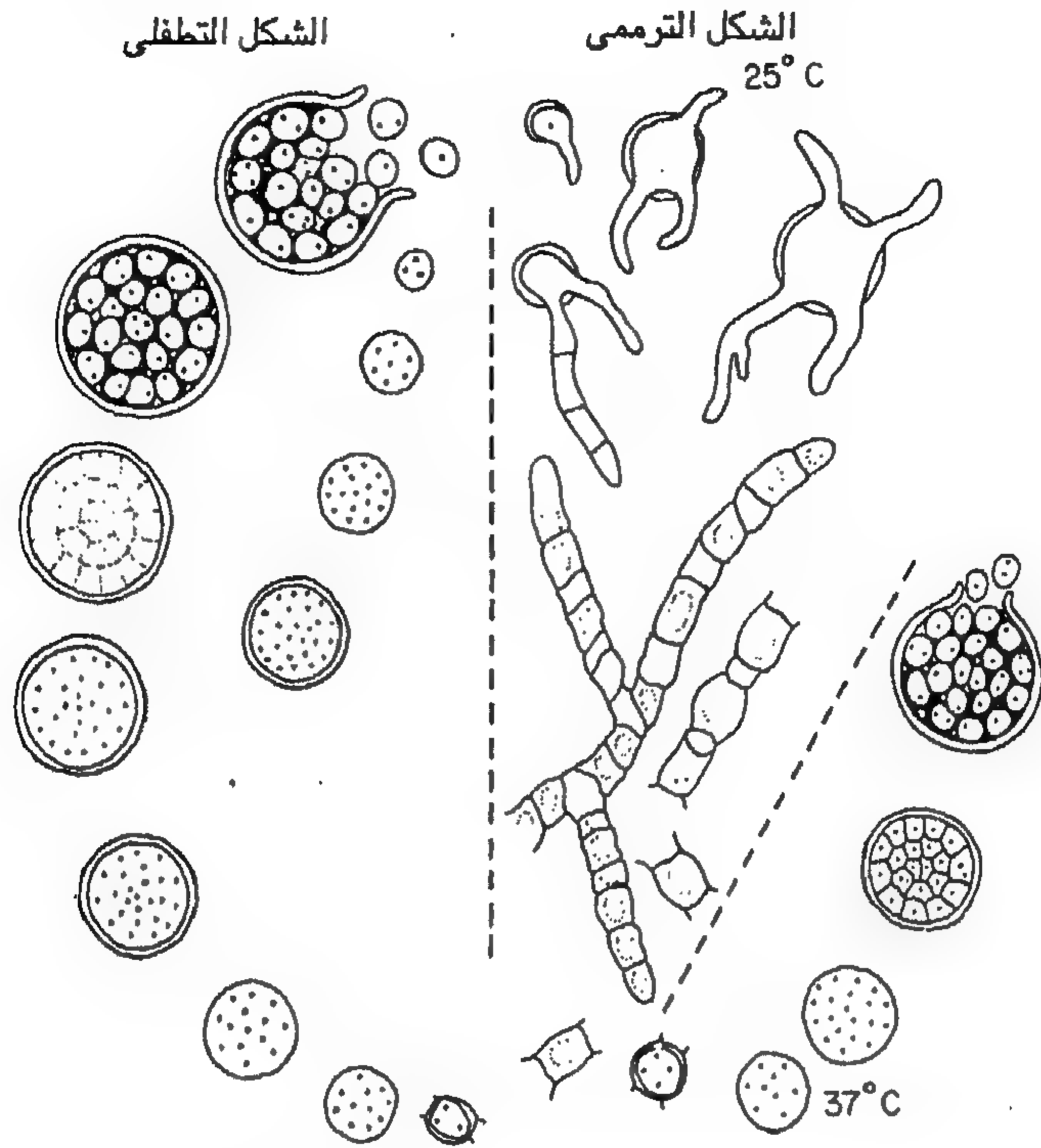
الأمراض الجهازية Systemic diseases : تظهر الفطريات المسببة للأمراض الجهازية فى الطبيعة فى صورة مترممت متجرثمة وغالبا تتمكن من دخول الجسم عن طريق تنفس الجراثيم (الانتقال المباشر من فرد لآخر نادرا ما يحدث) . وإذا استنشقت الجراثيم ، فإن الرئتين تكون أول الأعضاء التى تصاب . وتتشابه الأعراض مع أعراض السل وتشمل تكوين درن أو تجويف داخل الرئتين أو التهاب الرئتين . ومن ناحية أخرى ، يمكن أن تدخل الجراثيم الجسم عن طريق جرح خارجى يتسبب عن الأشواك أو غيرها . وفى هذه الحالة الأخيرة ، تتكون قرحا مفتوحة تشبه الثقب على النسيج الخارجى . ينتشر الطفيل إلى أجزاء الجسم الأخرى فى الدم والليمف ، وتحدث إصابات إضافية فى أعضاء داخلية أخرى أو فى الجهاز العصبى . ورغم أن بعض الإصابات تكون خفيفة نسبيا وغير ملحوظة ، فإنه توجد حالات مزمنة أو حادة .

وإذا ما اتصل الفطر بالجسم ، فإنه إما أن يكون قادرا أو غير قادر على غزو الأنسجة كطفيل . وبعض الفطريات التى تسبب إصابات جهازية تنجح بصفة خاصة كطفيلات . إذ لها القدرة على التكيف على درجات الحرارة العالية فى جسم العائل ولطاقة الأكسدة / الاختزال المنخفضة فى الأنسجة . والفطريات الجهازية تتغلب أيضا على ميكانيكيات دفاع العائل بتوافقها للنمو السريع المعدل وعدم حساسيتها لميكانيكيات الدفاع . ويعكس كثير من الفطريات الممرضة ، لا

تعتمد معظم الفطريات الجهازية الناجحة على إضعاف العائل أو ضرره لكي تثبت نفسها . ومن أحد القرائن التي تشارك فيها الفطريات الجهازية الفطريات الممرضة القليلة الأخرى هي أنها ثنائية التشكل (Rippon, 1978, 1980) .

والفطريات ثنائية التشكل توجد فى شكلين مورفولوجيين محددين . أحدهما مثل الطور الرمى والثانى هو الطور التطفلى . فبينما تتطفل الفطريات داخل الأنسجة ، فإنها تكون أجساما وحيدة الخلية تشبه الخميرة أو تكون جراثيما سميكة الجدر . وإذا زرعت هذه الفطريات على بيئة صناعية عند درجة حرارة متوسطة (٢٥م) ، تتكون مستعمرات ذات ميسليوم وجراثيم كونيدية . وعند درجات الحرارة العالية (٣٧م) ، يكون شكل الخلية الناتجة مطابقا للطور التطفلى (شكل ١١٢) . وإذا حقن فطر متطفل ثنائى التشكل طبيعيا ومنتشرا فى حيوان من ذوات الدم الحار - إذا حقن - داخل حيوان من ذوات الدم البارد مثل ضفدعة أو سحلية ، والذي سيبقى بذلك عند درجات حرارة ٢٥ - ٢٧م ، فإن الفطر يبقى فى الطور الميسليومى ولا يستطيع إحداث إصابة جهازية وعلى العكس من الفطريات ثنائية التشكل والتي تسبب إصابات جهازية ؛ تكون الفطريات التي تهاجم الأنسجة الخارجية غير ثنائية التشكل ولكنها توجد داخل البقع فى صورتها الميسليومية . وإذا أمكن زراعة فطر يحدث إصابة ظاهرية وإجباره على تكوين الشكل وحيد الخلية ، فإن الخلايا الوحيدة يمكنها أن تسبب إصابة جهازية إذا حقنت داخل حيوان . وتشير مثل هذه الحالة إلى أن قابلية الفطر لإحداث إصابة جهازية يرتبط بقابليته لأن يكون ثنائى التشكل وأن يكون الشكل وحيد الخلية .

ومن أمثلة الأمراض الجهازية مرض كوكسيد يوميكوزيس ، الذي يعرف أيضا



شكل (١١٢) : دورة الحياة والتشكل الثنائي للفطر *Coccidioides immitis* ، يوضح كلا من الشكلين الترممي والتطفلي عند درجتى حرارة ٢٥ م ، ٣٧ م .

باسم حمى سهل سان جاكوبين ويتسبب بالفطر *Coccidioides immitis* . وهذا الفطر ثنائى التشكل ينتج ميسليوما وجراثيما مفصلية فى التربة . تستنشق الجراثيم المفصلية وتصبح كروية خلال ساعات أو أيام قليلة . وتقوم الجرثومة المفصلية المتضخمة بوظيفة حافظة جرثومية عندما تنضج وتنشق داخليا إلى جراثيم اسبورانجية . تتحرر الجراثيم الاسبورانجية عندما يتمزق الجدار الخارجى ، وبعد انتشارها داخل الجسم وتمازجها ، تقوم كل جرثومة اسبورانجية بدور حافظة جرثومية وتنتج جراثيما اسبورانجية إضافية بالتشقق

الداخلى . ورغم أن المراحل الجنسية غير معروفة ، فإن هذا الفطر يشبه الفطريات الزيجية لأن طريقة تشقق جراثيمه الاسبورانجية تشبه ما يحدث فى أفراد الفطريات الزيجية (Emmons et al., 1977) .

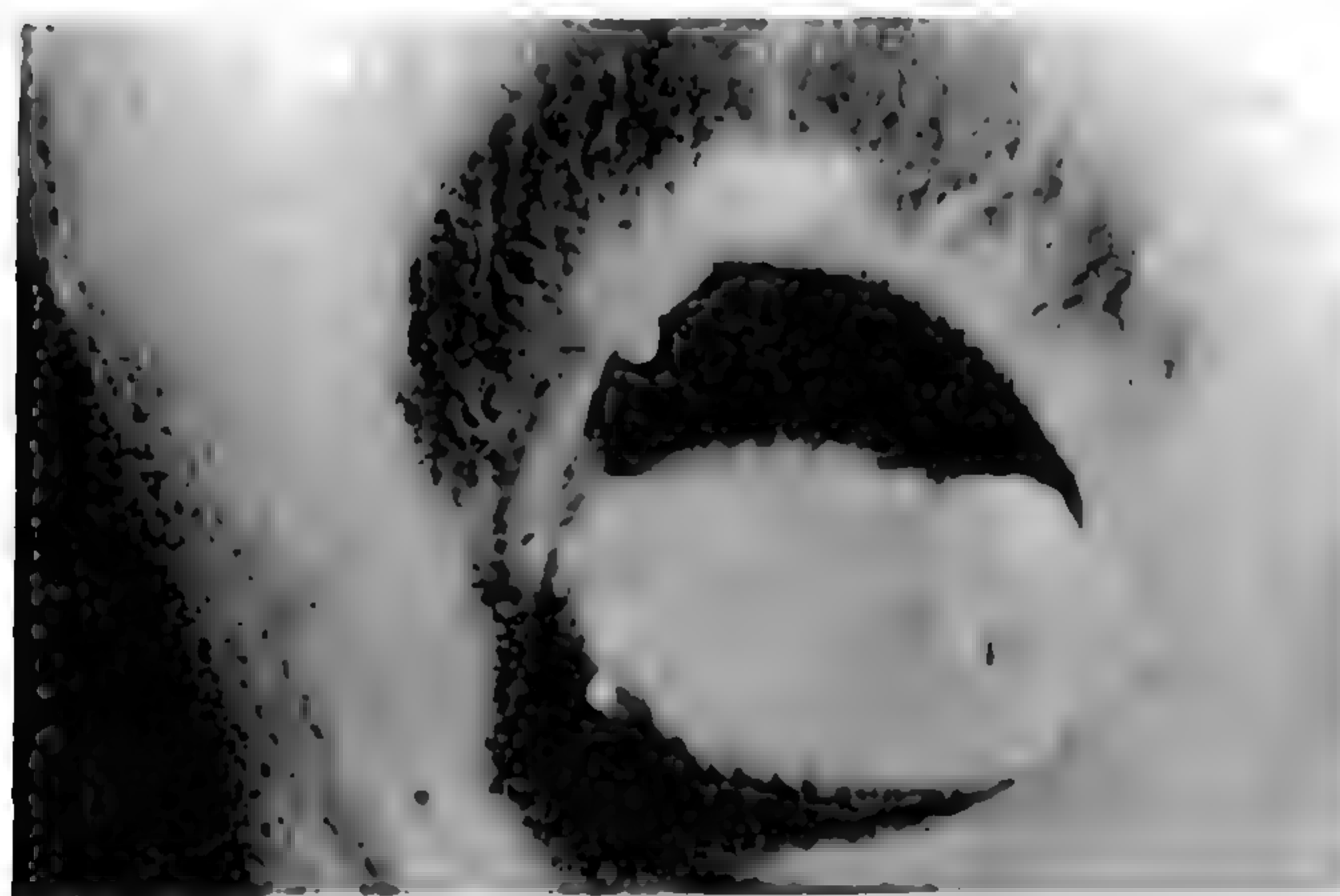
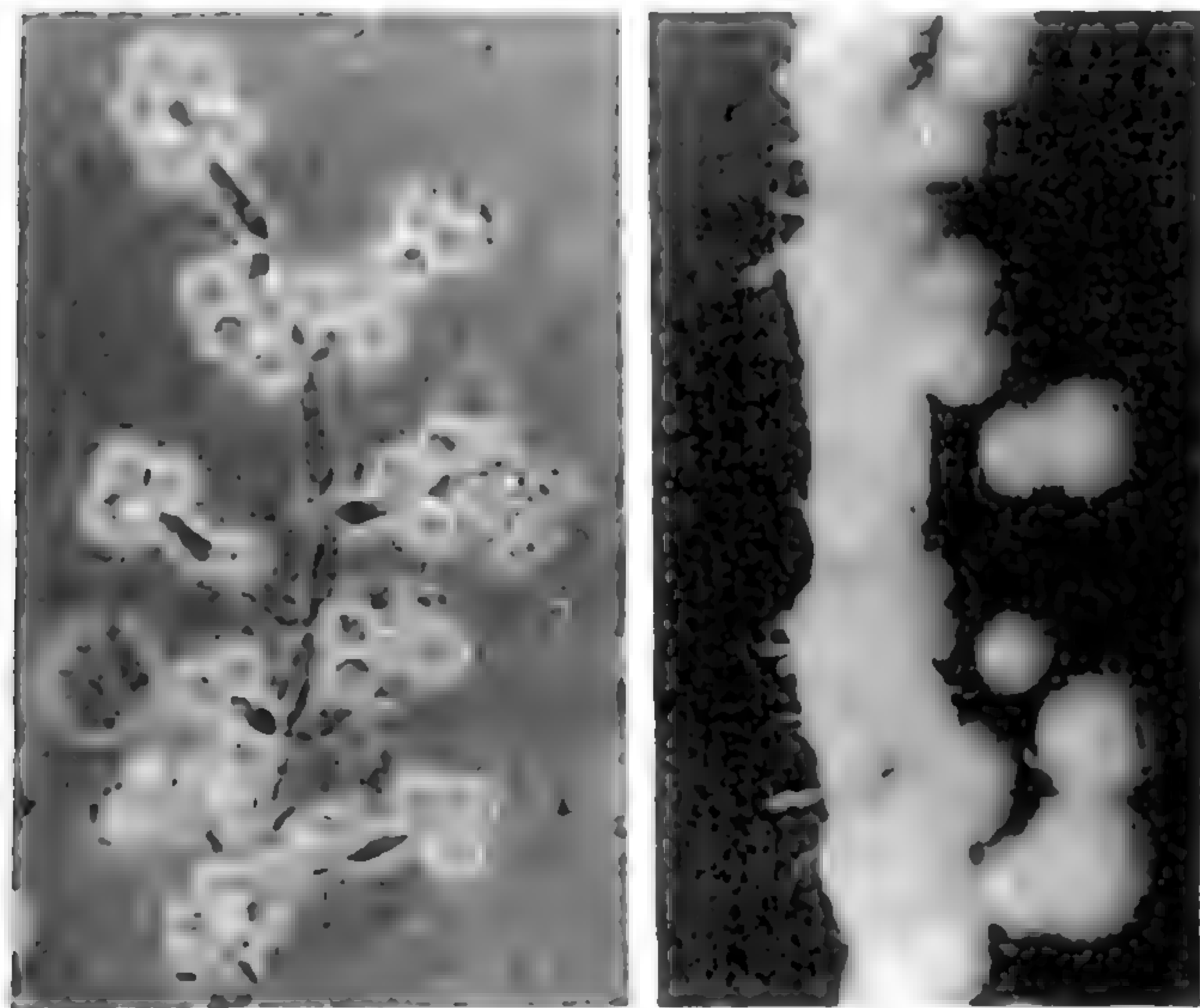
ويحدث مرض الكوكسيديوميكوزيس فى القوارض ، الكلاب ، الخيول ، قطعان الماشية ، والأغنام وكذلك فى الانسان . وهو يحدث أساسا فى الأجزاء الجنوبية الغربية من الولايات المتحدة ، حيث يسود جو جاف مترب وتكون جراثيم الفطر منتشرة فى الجو المحيط . وفى هذه المنطقة ، أصيب بالفعل جميع السكان المقيمين فى وقت أو آخر ، وقد تكون الإصابة خفيفة جدا لدرجة أن التخلص منها أمكن التوصل اليه بالحقن الداخلى بمضاد جينى (أنتيجين) لفرط الحساسية (Emmons, 1960) . ويمكن ألا تلاحظ الاصابات الخفيفة أو أنها تنتج أعراضا تشبه الربو أو السل . وفى الحالات الشديدة ، ينتشر الفطر فى الجسم كله مع تيار الدم ، مما يؤدى إلى تكوين بقعا على الجلد ، أنسجة تحت البشرة ، العظام ، الأربطة ، الأعضاء الداخلية ، والمخ . وتشمل أعراض الإصابة حمى ، برودة ، إغماء ، نحافة متقدمة ، والموت فى حالة انتشار الجراثيم داخليا . وفى الحيوانات المنزلية ، لا تكون الإصابة بالفطر *Coccidioides immitis* خطيرة عموما ولا تسبب مرضا ظاهرا . والإصابة القديمة أو الحديثة لا يمكن ملاحظتها على الحيوان إلا باختبار أنتيجين للدم أو درنات الرئة أو عقد الليمف بعد الذبح (Blood and Henderson, 1960) . وفى عينة أغنام أختبرت فى كاليفورنيا ، أظهرت ٥٢ ٪ منها نتيجة إيجابية لاختبار الجلد للكوكسيديوميكوزيس ، بينما حوالى ٢٠ ٪ فقط من القطعان المذبوحة المختبرة فى أريزونا احتوت البقع المميزة (Maddg, 1960) .

وتنتج عادة أجساما مضادة وبالتالي مناعة من أى إصابة تحدث بفطر جهازى . وتساعد هذه المناعة الفرد على محاربة الإصابة الأصلية وتمنع حدوث إصابات أخرى بنفس نوع الفطر . والمناعة التى تتكون وتنمو أثناء فترة المرض تؤدي إلى الشفاء الطبيعى من المرض وبدون معالجة إضافية .

ويتضمن علاج الأمراض الجهازية الراحة فى الفراش والتغذية المكثفة . وهذا يمكن المناعة الطبيعية لأن تنمو ويشفى المريض . ويمكن استخدام أدوية محددة مضادة للفطر مع تباين درجات النجاح ، كما أن تأثير دواء معين يختلف حسب المرض . والمضاد الحيوى أمفوتيريسين - ب amphotericin B يساعد جدا فى مثل هذه الحالات .

الأمراض المتوسطة Intermediate diseases : تحدث بعض الفطريات المتطفلة على الجلد ، أنسجة تحت البشرة ، الرئتين ، أو الأغشية المخاطية وقد تمتد إلى أعماق أكثر داخل الأنسجة . وبالعكس الأمراض الجهازية لا تنتشر الإصابة بانتظام لأجزاء أخرى من الجسم . ويمكن أن تحدث الإصابة باستنشاق الجراثيم ، أو بدخول الجراثيم عن طريق جرح ، أو بالاحتكاك الخارجى مع الفطر أو بتناول الجراثيم مع الطعام . وعلى العكس من الأمراض الجهازية ، يصعب تكوين مناعة متخصصة ضد هذه الأمراض . وأمثلة الأمراض المتوسطة تشمل الكانديديوزيس والأسبرجللوزيس .

يتسبب الكانديديوزيس (يعرف أيضا باسم «صفير الطائر») بأنواع مختلفة من جنس *Candida* ، وأكثرها انتشارا *Condida albicans* (شكل ١١٣) . وهذا الفطر هو أحد أفراد الفطريات الديتيرية ويكون دائما خلايا بشكل الخميرة ،



شكل (١١٣) : الفطر *Candida albicans* والمرض الذي يسببه ، كانديديوزيس : (a) الجراثيم الكونيدية والحوامل الكونيدية للفطر *C. albicans* . $\times 600$: (b) مستعمرات للفطر *C. albicans* بشكل الخميرة . $\times 5$: (c) مرض الكانديديوزيس على اللسان .

ولكن يوجد بعض الميسليوم . وفطر *C. albicans* هو رمى طبيعى التواجد فى القناة الهضمية أو الرحم ولكنه يصبح متطفلا بسرعة تحت ظروف الضعف مثل نقص الغذاء ، الظروف غير الصحية ، وجود أمراض أخرى ، أو طول استخدام مضاد حيوى . وقد يؤثر الكانديديوزيس على الجلد حول أظافر الأصابع أو بين الأصابع فى الانسان الذى يترك يديه مبللة لفترة زمنية طويلة (مثل غاسلى الأطباق) أو قد يؤثر على الرئتين . وعلى أى حال ، فالكانديديوزيس أساسا مرض أغشية مخاطية ، حيث تتكون بقعا بيضاء - رمادية ناعمة (شكل ١١٣) .

وفى البشر ، قد يحدث الكانديديوزيس كإصابة الرحم ، ويظهر غالبا أثناء الحمل ، عندما يزداد محتوى الجليكوجين فى الأغشية المخاطية فى الرحم ، مما يناسب نمو الفطر . وأثناء الولادة ، يصاب الرضيع بالخلايا الفطرية من الرحم وغالبا ما ينمو الكانديديوزيس فى الفم ، حيث تتكون بقعا على اللثة ، اللوزتين ، اللسان ، أو الأغشية المخاطية . وفى بعض الحالات ، يحدث مغصا للطفل ويتم ذلك عندما يبتلع الرضيع بعض خلايا الفطر *C. albicans* الموجودة فى فمه . والفطر يمكن أن ينتشر فى الجسم فى حالات قليلة ، قد يكون مميتا ، خاصة فى المرضى الذين يعانون من أمراض أخرى . ويحدث الكانديديوزيس أيضا فى ثدييات أخرى وكذلك الطيور (Small, 1971) . فهو شائع فى الطيور المحبوسة فى الأقفاص مثل الكاناررى والبراكيت عندما تكون الأقفاص فى حالة غير صحية أو ينقص فى التغذية فيتامين ب . ويتحدد المرض غالبا فى صغار الطائر . كما أن صغار الخنازير تصاب بالمرض إذا غذيت صناعيا (Blood and Henderson, 1960) . تتقيأ صغار الخنازير كثيرا ، تصبح هزيلة عند عمر أسبوعين ، وذات لون أبيض مخطط مستمر يغطى ظهر اللسان والبلعوم . كما لوحظ مرض

الكانديديوزيس أيضا فى قطعان الماشية التى تتغذى جماعيا ، حيث أصيبت بالاسهال وأعراض تشبه الربو ، نتج عنها موت بعض أفراد القطيع .

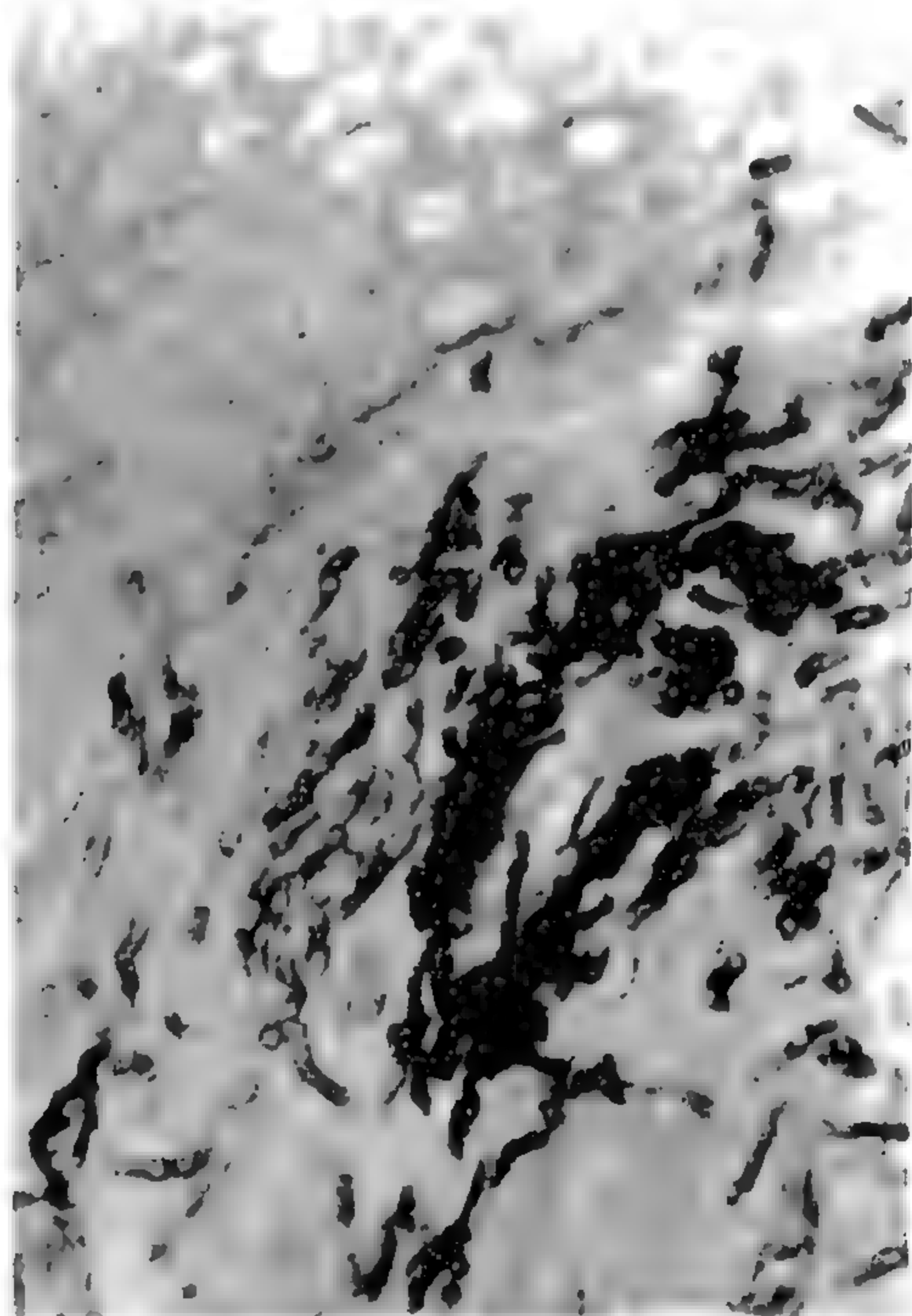
وتختلف معالجة الكانديديوزيس بحسب شدة وموقع الإصابة . فالإصابة الجهازية يمكن أن تعالج بالحقن بالمضاد الحيوى أمفوتيريسين-ب . وللإصابات الموضعية الأخف ، يستخدم مضاد حيوى آخر - نيساتين nystatin - الذى يمكن تناوله عن طريق الفم أو يستخدم فى صورة دهان للمساحات المصابة .

ومرض الاسبرجلوزيس Aspergillosis المتسبب عن الفطر *Aspergillus fumigatus* ، هو مرض شائع بين الطيور حديثة الفقس (الكتاكيت) ، وغالبا يحدث فى صورة وبائية . تصبح رئتى الطائر الصغير مغطاه بطبقة من الميسليوم والجراثيم لدرجة أن التنفس يكون مستحيلا . وينمو هذا الفطر بغزارة على بقايا النباتات المتحللة ، وتخدم فرشاة الأرض غالبا كمصدر هام للعدوى . ورغم أنه أساسا يتطفل على صغار الدجاج ، إلا أن الفطر *A. fumigatus* قد يسبب إجهاضا للماشية والأغنام ، قرحة فى قرنية العين إذا دخل مع جرح ، ومرض فى نحل العسل (Emmons, 1960) . والانسان العادى منيع للإصابة بالفطر *A. fumigatus* ؛ ولكن إذا حدثت الإصابة ، تكون الأعراض غالبا عبارة عن مناطق ميتة وتجاويفا فى الرئة .

الأمراض الظاهرية Superficial Diseases : تتسبب الأمراض الخارجية أو الظاهرية بواسطة فطريات تهاجم الجلد أو زوائده (الأظافر ، الريش ، والشعر) . وهذه الفطريات تعرف باسم الفطريات الجلدية dermatophytes وهى أفراد من الفطريات الديتيرية أو أطوار كونيدية من الفطريات الأسكية . وتتحدد الإصابة

بها كاملة على الأنسجة الخارجية ، ونادرا جدا ما تنتشر في أنسجة أعمق .
وأعراض هذا الطراز تشمل مختلف أنواع القوباء ، القدم الرياضي ، ومرض
إبيدرموفيتوزيس (شكل ١١٤) .

توجد الأمراض الجلدية الفطرية في جميع أنحاء العالم . وتختلف الأهمية
النسبية لأي مرض من منطقة لأخرى ، متأثرة بالظروف الجوية المحلية ، التغذية ،
الاهتمام بالنظافة ، أو عادات الملابس التي قد تؤدي إلى تجمع العرق في أجزاء
خاصة من الجسم . وهذه الفطريات واسعة الانتشار كرميات تربة ويمكن أن



شكل (١١٤) : مرض جلدي ، إبيدرموفيتوزيس : (a) أعراض الإصابة على اليد : (b) الفطر
Epidermophyton ، داخل نسيج اليد ، $\times 480$.

تحدث المرض عند اتصالها بالعائل الذى يرقد على التربة ؛ مثل الكلاب ، القطط ، الخيل ، الماشية ، الأغنام ، والقرود والتي تنتقل الإصابة إلى الانسان إذا أوتيت الفرصة ؛ أو كعوامل إصابة تحدث بأفضلية على الانسان . وهى تمر من فرد إلى آخر بالاحتكاك . والطراز الأخير يمكن أن يكون مسئولاً عن إحداث وباء بين البشر . فالجراثيم والميسليوم يكونان غزيران فى بيئة الجلد ، الشعر ، والريش التى تسقط من الأفراد المرضى . والاحتكاك المتكرر بالمرضى ليس صحيحاً ، وتحدث الإصابة وتشتد تحت ظروف معينة . فعلى سبيل المثال ، أثناء حرب فيتنام ، ظهر على بعض الجنود الأمريكين إصابة جلدية فطرية خطيرة على الجسم وفى منطقة اتصال الفخذ بالجذع . وهذه الاصابات تناسبت بالجوالحار الرطب حيث أن هؤلاء الجنود خاصة كانوا يسيرون فى المستنقعات ويطمرون فى الماء إلى منطقة الوسط أو أعلى . وكل إنسان تعرض ولو لمرة واحدة على الأقل لمرض جلدى أثناء حياته وأحياناً تتكرر الإصابة . فمثلاً ، القدم الرياضى هو من الأمراض شائعة الحدوث ، وأحياناً تشخص لأكثر من ٥٠ ٪ من أفراد عينة ، (Emmons, 1940) . وبالرغم من انتشار الطفيليات فى كل مكان تقريباً وإمكانية حدوث وباء ، فإن العدد الفعلى للاصابات الجلدية يبقى منخفضاً نسبياً ، إذا أخذنا فى الاعتبار غزارة اللقاح لكثير من الطرز .

وقلة حدوث الإصابة عن طريق الاحتكاك بالمرضى يمكن أن يعزى من ناحية لحقيقة أن نسبة عالية من البشر منيعة لمهاجمة الأمراض الجلدية الفطرية . وفى حالات أخرى ، لا تأخذ الإصابة مكانها مطلقاً لأن اللقاح يزال دائماً عن طريق الفسيل بالماء والصابون ولأن الظروف الملائمة لحدوث الإصابة تكون غير موجودة . وتتضمن الظروف الملائمة لحدوث الإصابة بالأمراض الجلدية (١) الرطوبة الكثيرة فى جزء من الجسم مثل أيدي غاسلى الأطباق ؛ (٢) الحدوث

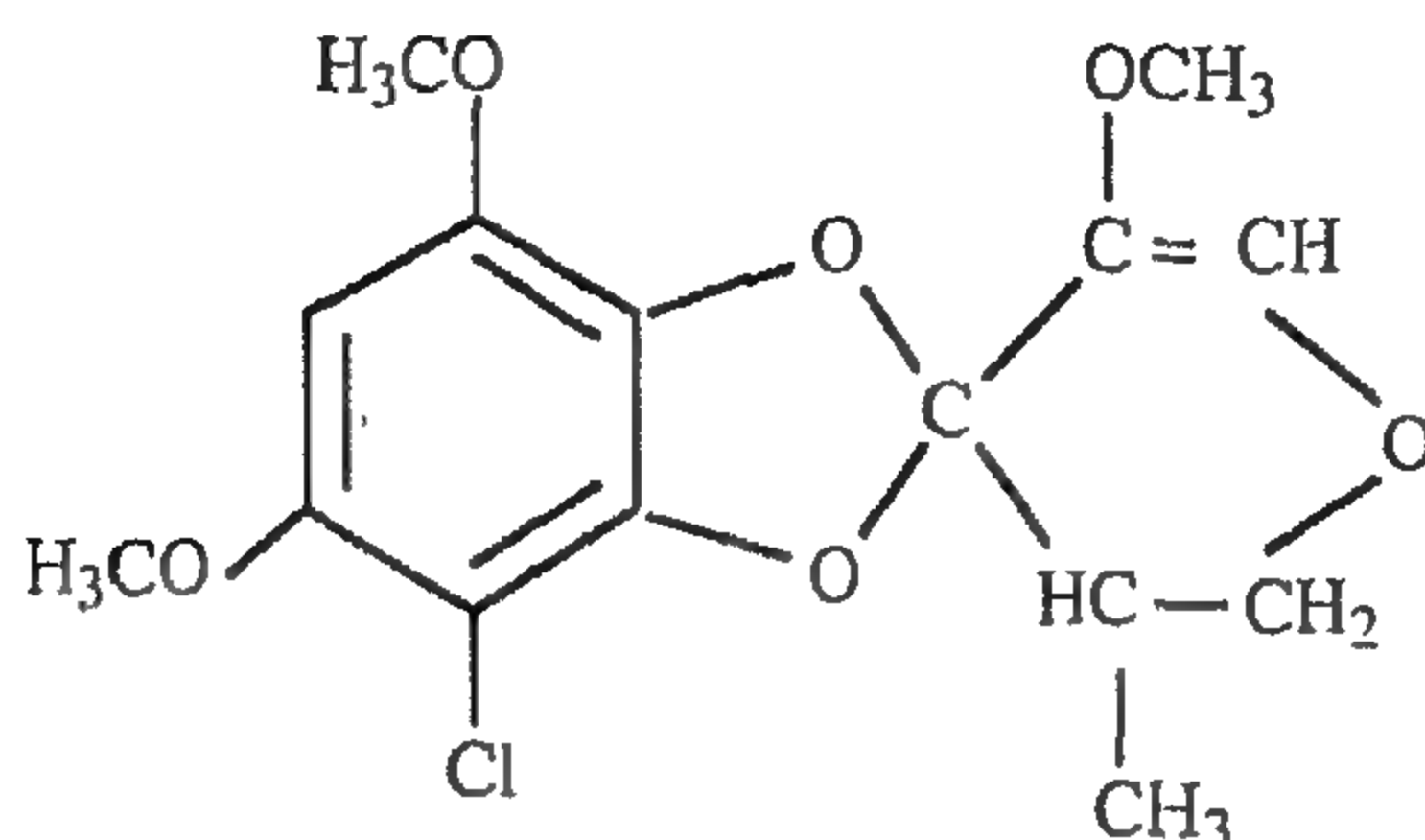
الطبيعى للرطوبة (العرق) ، الجلد الدهنى ، فهو أقل مقاومة من الجلد الجاف ، الذى يسقط دائما خلاياه الخارجية ؛ (٣) القص الجائر للشعر ، كما يحدث عادة فى العنق الخلفى للرجال حيث أن خصلات الشعر عالية القابلية للإصابة والتي كانت مغطاة بطبقة واقية ، أصبحت معرضة للجراثيم ؛ (٤) إرتداء أحذية ضيقة مغلقة فقيرة التهوية والتي لا تسمح للعرق بأن يتبخر ؛ (٥) البدانة ، التي تؤدي إلى انتشاءات اللحم ووجود مناطق ضيقة تتجمع فيها الرطوبة (Wilson and Plunkett, 1965).

إن أى مرض فطرى جلدى يمكن أن يصيب الجلد ، الشعر ، أو الأظافر رغم أنه عادة يفضل أحد هذه الأماكن . وعلم أعراض الإصابة هنا هو أساسا يعمل على تحديد منطقة الجسم التي تصاب ، - وبصورة أقل - الفطر المسبب للمرض . ولهذا السبب ، فلفظ درماتوفيتوزيس هو تسمية عادية لجزء الجسم المصاب وليس للمسبب الفطرى . وقد تشمل أعراض الإصابة التهابا أو احمرارا للجزء المصاب ، خشونة ، لمعان ، تشقق أظافر ، وفقد الشعر فى الجزء المصاب .

وكمثال لمرض جلدى ، سنفحص باختصار القوباء . والقوباء مرض جلدى هام فى البشر وكذلك الكلاب ، القطط ، الخيول ، والماشية . وبين الحيوانات ، هذا المرض قد يضعف نمو العجول أو يحطم فراء الحيوانات المرباه لهذا الغرض وكذلك ريش الطيور . وينتقل المرض من نوع حيوانى إلى آخر أو إلى الإنسان بالاحتكاك المباشر أو بالاحتكاك بفرشة (أو فراش) ملوث ، السرج ، سيور الجر فى الخيل ، أو مكان التغذية . وفى المناطق الريفية ، ثبت أن ٨٠ ٪ من إصابة الإنسان بالقوباء تنتج من إصابته عن طريق حيوان (Blood and Henderson, 1960) . ويتسبب مرض القوباء عن أنواع من جنسى *Trichophyton* ،

Microsporum التى تغزو الطبقات الكيراتينية من الجلد ، فروة الشعر ، أو كليهما . يحدث التحلل الذاتى للشعر ويتساقط . كما يلاحظ أيضا تكون بقعا جريبية ، جافة مستديرة مميزة . يغزو الفطر النسيج ويؤدى إلى أن تأخذ الافرازات وضعها ، وتتحد الافرازات مع المادة المتساقط لتنتج الجرب . وإذا تكون الجرب ، فإن الفطر لا يستطيع التقدم للداخل فى الجسم لأن الظروف ستكون لاهوائية ، ولهذا فإن الفطر يموت فى المركز ولكنه ينتشر فى المنطقة المحيطة . وبذلك يستمر الفطر فى نموه المطرود مركزيا ، فتمتد دوائر البقع من الداخل للخارج ومن هنا أعطى المرض اسمه . وتلائم الإصابة درجات قلوية خفيفة . وفى الانسان ، يكون الأطفال أكثر عرضة للإصابة لأن درجة حموضة جلدهم تكون حوالى ٦.٥ ، ولكن درجة الحموضة تقل إلى ٥.٠ تقريبا بالكبر فى السن عندما تفرز الأحماض الدهنية . فكل من انخفاض درجة الـ pH وفعل الأحماض الدهنية الموقوف للفطر يؤديان إلى انخفاض حدوث القوباء فى البالغين . ويمكن أن يحدث الشفاء فى نفس الوقت لكل من الحيوان والانسان . ويمكن معالجة القوباء بإزالة المناطق الجريبة بالكشط أو بفرشاه ثم إضافة مضاد فطرى . والمعالجة الجهازية باستخدام جريسيوفلڤين griseofulvin تفيد لكل من الطب البيطرى والبشرى .

وغالبية الأمراض الجلدية الفطرية يمكن معالجتها بصورة فعالة بتناول جريسيوفلڤين (شكل ١١٥) ، وهو مضاد فطرى حيوى يحضر من الفطر *Penicillium griseofalvum* . ويشترك مركب جريسيوفلڤين مع خلايا الجلد بتركيز عال كاف لتثبيط نمو المرض ، رغم أنه لن يقتل الفطر . والمعالجة الموضعية بمادة المبيد الفطرى لا تكون فعالة غالبا لأن العلاج لا يستطيع الاختراق خلال



شكل (١١٥) : جريسيوفلغين .

النسيج المصاب . ومع ذلك ، فإن الإصابة المحدودة التي لم تنتشر بعد يمكن أن تعالج بدهان أو محلول يحتوى على مبيد فطرى مثل كبريتيت السلينيوم أو ثيوكبريتات الصوديوم .

الفطريات كمتطفلات على النباتات : Fungi as Parasites of Plants

تتسبب أمراض النباتات بعدد من الكائنات متضمنة الفطريات ، البكتيريا ، الطحالب ، النيماتودا ، الفيروسات ، والحلم . وعدد الفطريات التي تتطفل على النباتات أكبر من عدد بقية الطفيليات مجتمعة .

وكل نوع نباتى قابل للمهاجمة بالفطريات ، ويمكن ملاحظة أمثلة الأمراض النباتية بين الطحالب ، التي تعاني دائما من الإصابة بالكيترديات بصورة وبائية ؛ وبين الحزازيات التي تصاب بالفطر البازيدى *Eocronartium* ؛ وبين السراخس التي تتطفل عليها مجموعة أصداء ؛ وبين النباتات الوعائية الراقية ، التي تصاب بأمراض مثل الأصداء ، التفحمت ، البياض الدقيقى ، وغيرها . من أقدم الأمثلة فطريات متحجرة سويا مع نباتاتها العائلة

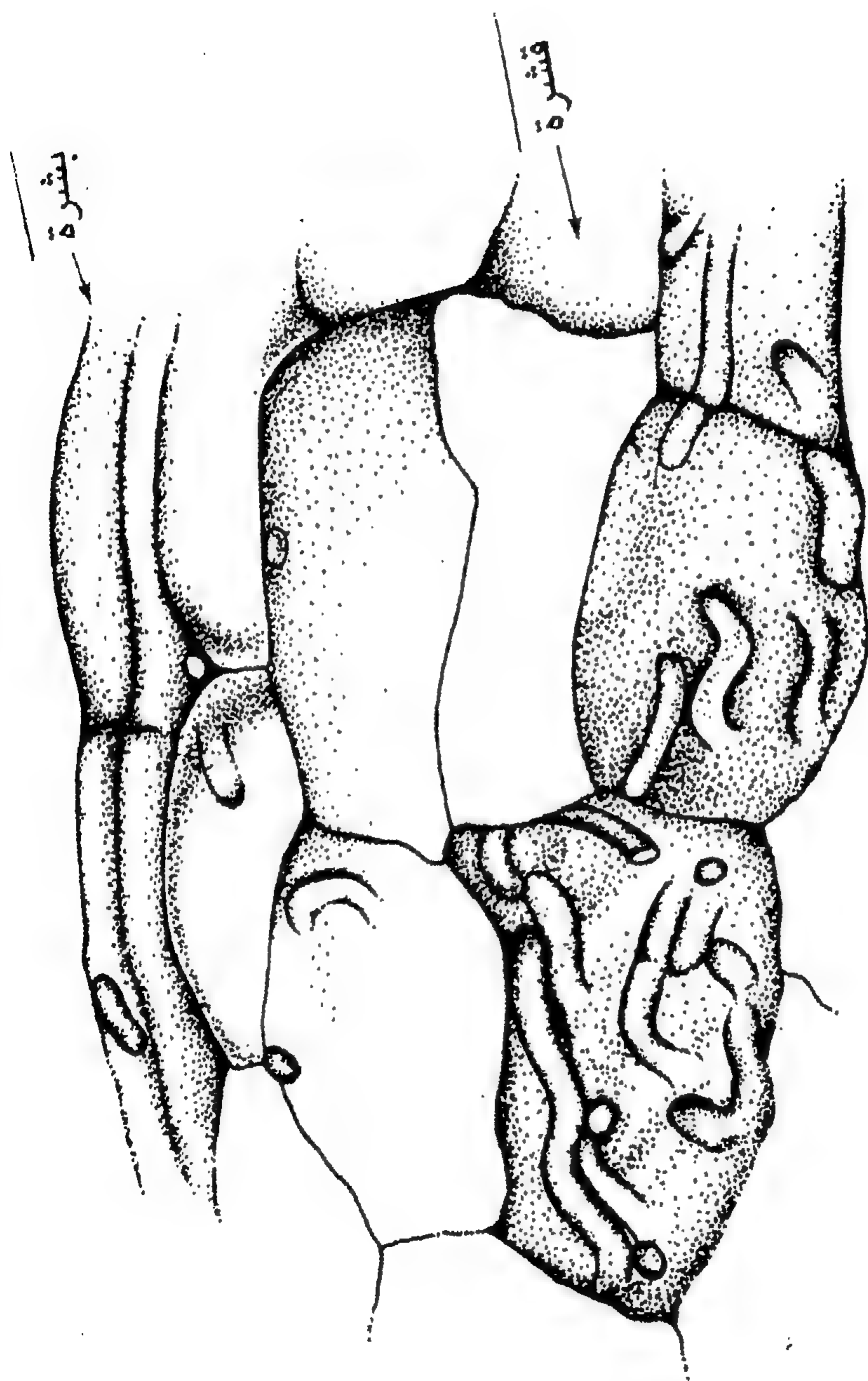
الوعائية (شكل ١١٦) . ولم يتحدد ما إذا كانت هذه الفطريات طفيليات أو متكافلات .

ومن أشهر الفطريات تلك التى سببت أمراضا لحاصيل الغذاء وأدت إلى مجاعات وخسائر جمة منذ فجر الزراعة . وتوجد عدة رسائل فى الانجيل تشير إلى «اللفحات» «البياضات» و «الندوات» التى أدت غالبا إلى مجاعات . وكمثال (١) الملوك ٨ : ٣٦ ، ٣٧ ، ٣٩) .

«أسمعنا أيها القدوس فى السماوات ، واغفر خطيئة عبيدك إذا وجد فى الأرض مجاعة ، إذا كان فى الأرض آفات ، لفحات ، بياض ، جراد أو إذا وجد من يعيش على الكلا ؛ إذا حاصرهم عدوهم فى أراضيه ؛ فكم يكون حجم الموت ، وكم يكون حجم الأمراض إذن راعنا أيها القدوس فى السماوات وأمنا فى بلادنا ، وسامحنا .

وقول الحق فى القرآن الكريم : وَأُحِيطَ بِثَمَرِهِ فَأَصْبَحَ يُقَلِّبُ كَفَّهُ عَلَى مَا أَنْفَقَ فِيهَا وَهِيَ خَاوِيَةٌ عَلَى عُرُوشِهَا وَيَقُولُ يَا لَيْتَنِي لَمْ أُشْرِكْ بِرَبِّي أَحَدًا (٤٢) ﴿الكهف﴾

واعتقد العبرانيون القدماء أن أمراض النباتات كانت عقابا من الرب الغاضب لخطاياهم وبذلك اعتقد الرومانيون أن إله الصدا (Robigus) كان غاضبا عندما قام غلام ذو اثنى عشر ربيعا بربط قش فى ذيل ثعلب (أخطأ فى أخذ دجاجة والده) ثم أشعل النار فى القش قبل أن يطلق الثعلب . فعاقب روبيجوس الرومانيين على ما فعلوه بإصابة قمحهم وشعيرهم بالصدا . وكانت التراتيل تتلى سنويا لارضاء روبيجوس . وكانت هذه التراتيل تتضمن غالبا ارتداء ملابس بيضاء ، ذبح كلب أصفر اللون أو حيوانا آخر أصفر ، وعادة ربط مصباح صغير بذيل ثعلبيتعقبوه بعد ذلك فى الحقول (Stakman and Harrar, 1957) .



شكل (١١٦) : ميسليوم فطر سرخس بين خلايا البشرة والقشرة لجذر نبات من العصر الكربوني

والمجاعات التى تسببها أمراض النباتات يمكن أن توجد حتى فى العصور الحديثة . وفى الأعوام من ١٨٤٥ إلى ١٨٦٠ ، مات مليون انسان فى أيرلندا نتيجة للمرض والجوع بعد القضاء على محصولهم من البطاطس بواسطة مرض اللفحة المتأخرة فى البطاطس (المتسبب عن الفطر *Phytophthora infestans*) . وإضافة لذلك فقد هاجر ١.٥ مليون مواطن (حوالى ربع إجمالى السكان) إلى بلاد أخرى . والبؤس الذى سببه هذا المرض ينعكس فى الرسالة التالية (Large, 1940) .

«فى السابع والعشرين من يوليو» كتب الأب Metthew ، «مررت من كورك إلى دبلن ، وهذه النباتات الياضعة المزهرة فى أبهى صورها وقد قاربت الحصاد . وعند عودتى فى الثالث من أغسطس شعرت بالأسى بسبب العفن الذى أدى إلى فقد كل النباتات . فى أماكن كثيرة كان الناس التعساء جالسين على حواف حدائقهم المحطمة ، يقلبون أيديهم ويئون بمرارة على الحطام الذى تركهم بلا طعام» .

والهجرة الكثيرة من أيرلندا أثرت على مستقبل كل من أيرلندا والبلاد التى هاجروا إليها . وفى الوقت الحالى ، يمكن لأوبئة أمراض النبات أن تمحو محصولا كاملا إذا كانت الظروف ملائمة لنمو المرض . ونتاج محاصيل الحبوب (الذى يغل ٨٠ ٪ من غذاء البشر) يمكن أن يختزل كلية عبر وباء واحد من صدى الساق . وفى بلد متقدم ، حيث تكون الزراعة ناجحة بما يكفى ويعلو صوت اقتصادى قوى ، لا يمكن أن يؤدى مثل هذا الوباء إلى مجاعة ، كما كان يحدث فى القرون السابقة .

ورغم أن الفقد المفاجئ لمحصول كامل بالأوبئة يأخذ وضع التهديد ، فإن أكثر

الخسائر تنتج عن تغير بسيط فى مرض يحدث عادة بانتظام كبير . وترجع هذه الخسائر إلى نقص غلة المحصول وأيضا إلى تكاليف عمليات مكافحة كعمليات زراعية منتظمة . وفى الولايات المتحدة يقدر متوسط الخسائر ببلاتين الدولارات لكل طرز أمراض النبات ، بينما يكون متوسط الفقد فى أى محصول نتيجة للمرض حوالى ١٠ ٪ .

ومنذ ١٩٧٤ ، أدى تداخل عدة عوامل إلى اختزال مخزون العالم من الحبوب إلى مستويات منخفضة جدا . والعوامل التى أدت إلى هذا النقص هى زيادة تعداد السكان فى الدول النامية ؛ إرتفاع استهلاك اللحوم ، الذى ينتج عنه زيادة المطلوب من الحبوب لتغذية الحيوانات ؛ قلة وجود وإرتفاع تكاليف انتاج المبيدات ، الأسمدة ، والمواد الخام ؛ كما تؤثر الظروف البيئية وأخيرا تظهر التأثيرات الضارة لأمراض النبات ومشاكل الآفات (Apple, 1977) . ولتقليل العجز فى إمدادات العالم الغذائية يجب زيادة انتاجية نباتات المحاصيل للحد الأقصى ومقاومة أمراض النبات .

الفطريات المسببة للأمراض : Fungi That Cause Disease

إن الفطريات التى تسبب أمراضا للنبات يمكن أن توجد فى كل المجاميع الفطرية الرئيسية ، متراوحة بين البسيطة فى شكلها الظاهرى مثل *Plasmodiophora brassicae* ، الذى يسبب مرض الجذر الصولجانى فى الكرنب ، إلى الأفراد المعقدة من الأجاريكات مثل *Armillaria mellea* (الفطر العسلى) ، الذى يسبب أعفان جذور للأشجار القائمة . والمجموعتين نواتى الأعداد الأكبر من الممرضات النباتية هما الديتيرية والأسكية . ومثل هذه

المجموعات المتباينة من الفطريات لها القدرة على التطفل على النباتات الحية بصورة أقل نسبيًا .

والفطريات المتطفلة على النباتات تتراوح بين تلك الاختيارية التطفل والتي تعيش معيشة رمية دائمة فى التربة إلى تلك الاجبارية التطفل على النباتات .

القدرة المرضية Pathogenicity : تختلف الطفيليات النباتية كثيرا فى قدرتها على احداث مرض فى مختلف النباتات العائلة . وبعض الفطريات ، خاصة الطفيليات الاختيارية ، لها مدى عوائل واسع نسبيا . ومن أمثلتها الفطر *Verticillium albo - atrum* الذى عزل من أكثر من ٧٠ جنس نباتى . وطفيليات كثيرة ستصيب أنواعا نباتية عديدة تكون وثيقة القرابة ؛ يجب أن نذكر الفطر *Venturia inaequalis* (المسبب لجرب التفاح) والذى يهاجم أنواع الجنس *Malu* . وبعض الطفيليات مثل الاريسيفالات متخصصة جدا لدرجة تستطيع فقط مهاجمة نوع واحد من العوائل . والتخصصية للعائل تبلغ ذروتها إلى بعض السلالات من الطفيليات النباتية التى تستطيع فقط مهاجمة سلالات وراثية محددة أو خطوطا من نوع عائل فردى ، كما تفعل الأصداء . وتوجد درجات عالية من التخصصية للعائل بين الطفيليات الحتمية .

وقد عرف فى كثير من علاقات العائل بالطفيل أن كلا من مقاومة العائل والحالة المضادة ، قابليته للأصابة ، والقدرة المرضية للفطر والحالة المضادة ، عدم قدرته المرضية ، تخضع لتحكم وراثى . وواحدة من أكثر العلاقات فهما هى ميكانيكية الجين للجين *gene-for gene mechanism* التى تحدث بين فطر صداً الكتان *Melampsora lini* وعائله . فكل جين يتحكم فى القدرة المرضية فى

الفطر *M. lini* يوجد جين مقابل فى الكتان يتحكم فى المقاومة . ومقاومة سلالة عائل خاصة لسلالة كائن ممرض خاص تحدث فقط عندما تكون الجينات المكملة لكل من العائل والطفيل سائدة (شكل ١١٧) . وتظهر مشابهاة عديدة لميكانيكية الجين للجين بين النباتات العائلة وكائناتها الممرضة ، متضمنة العديد من فطريات الأصداء ، التفحمات ، البياض الدقيقى (Flor . 1971) ، وكذلك فطر جرب التفاح *Venturia inaequalis* (Keitt et al ., 1959) .

وتظهر أصناف فسيولوجية جديدة ، سلالات ، أو طرز حيوية من الفطريات الممرضة عن طريق الطفرات أو التهجين فى الفطريات المتكاثره جنسيا (فعلى سبيل المثال ، فى الصداء ، الفصل الخامس) ، والخطوط الوراثية الجديدة فى الممرضات التى تتكاثر لاجنسيا يمكن أن تظهر عبر التطفر ، التباين النووى ، والدورة التزاوجية الجانبية . ويؤدى تكون السلالة إلى المرونة فى الطراز الوراثى ، ويجب أن يتحلى الطراز المورفولوجى الناتج بمقدرة مرضية أعلى ، مما يسمح للفطر بأن يؤسس نفسه على عائل جديد فى الطبيعة .

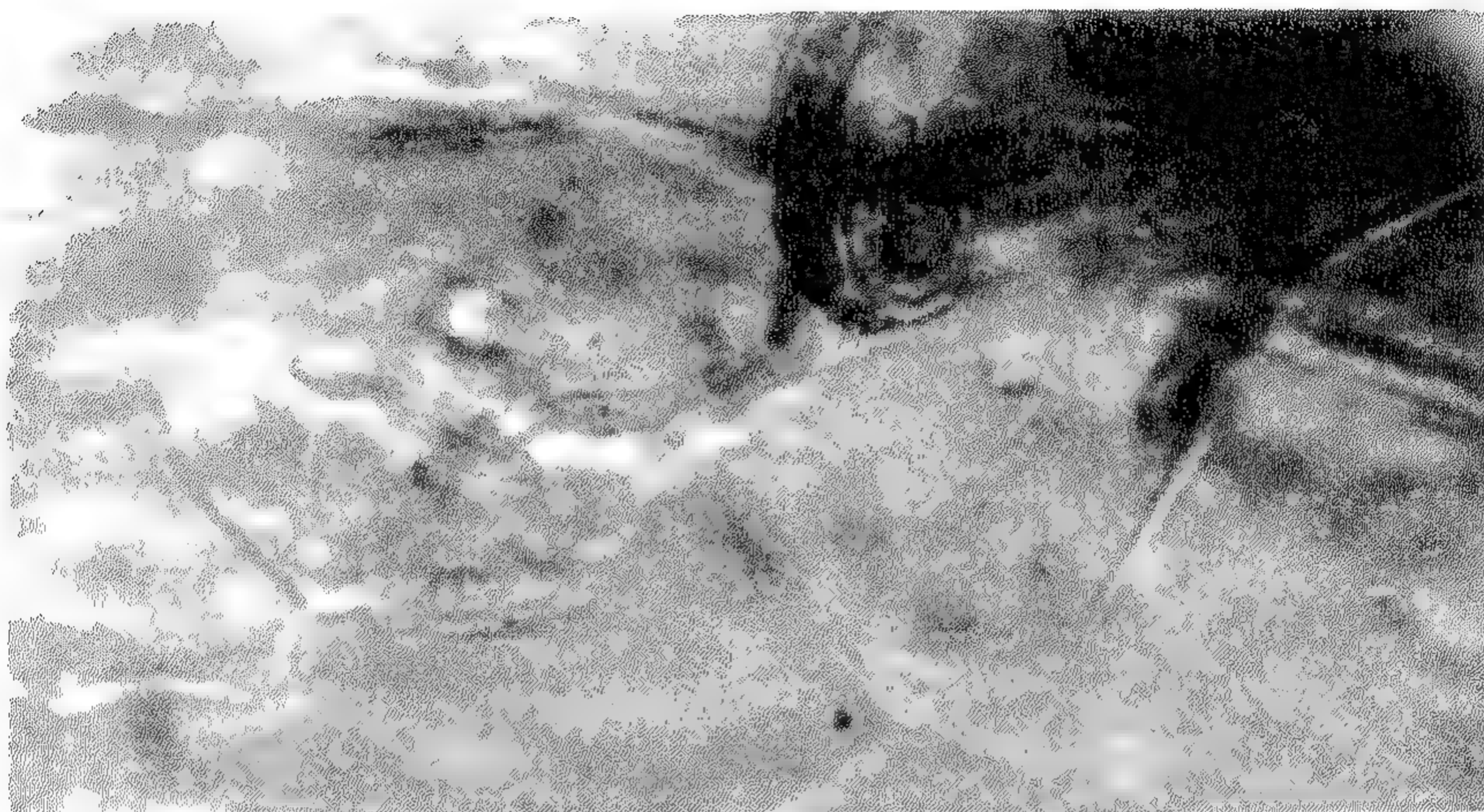
رقم سلالة الفطر	التركيب الوراثى لسلالة الفطر		التعبير الجينى الظاهر على النبات								
			Ilmmnn	L	M ^a	N ^l	LM ^a	M ^a N ^l	LM ^a N ^l	LN	
108	a _L a _L	A _M ^a	A _N ^l	S	S	R	R	R	R	R	R
123	A _L	a _M ^a a _M ^a	A _N ^l	S	R	S	R	R	R	R	R
52	A _L	A _M ^a	a _N ^l a _N ^l	S	R	R	S	R	R	R	R
156	a _L a _L	A _M ^a	a _N ^l a _N ^l	S	S	R	S	R	R	R	S
192	A _L	a _M ^a a _M ^a	a _N ^l a _N ^l	S	R	S	S	R	S	R	R
154	a _L a _L	a _M ^a a _M ^a	A _N ^l	S	S	S	R	S	R	R	R

شكل (١١٧) : استجابة العائل للتوافق المختلفة لثلاثة أوضاع من تكامل جينات العائل والطفيل فى ميكانيكية الجين للجين للفطر *Melampsora lini* على الكتان . S = قابل للإصابة ، R مقاوم .

أمراض النباتات ، The Plant Diseases

الاختراق penetration : تدخل الفطريات المتطفلة للنبات خلال (١) الجروح ، (٢) الفتحات الطبيعية ، (٣) الاختراق المباشر . ويستطيع الفطر سلوك طريقة واحدة للدخول أو أى توافق منها . وتنشأ الجروح من أى ضرر للنبات ، غالبا أثناء الزراعة ، بواسطة الحشرات أو الحيوانات ، أو بالنمو عندما تخترق الجذور الثانوية القشرة . وتؤدي الفتحات الطبيعية مثل العديسات والثغور إلى طريقة دخول بعض الفطريات (شكل ١١٨) . والطريقة الرئيسية الثالثة للدخول هي عن طريق الاختراق المباشر لبشرة النبات . وهذه الفطريات التى تخترق من البشرة إختراقا مباشرا تكون عضو التصاق *appressorium* مسطح متضخم والذى يمسك بإحكام فى جدار الخلية . ويتم الاختراق بواسطة نمو خارجى إسطوانى منه ، هو وتد العدوى ، الذى يسلك طريقه إلى الداخل عن طريق الضغط ، وأحيانا بمساعدة جزئية لإنزيم يهضم الكيوتيكل وجدار الخلية .

وعموما تكون النباتات الصغيرة أكثر قابلية للغزو خلال الفتحات الطبيعية والاختراق المباشر مقارنة بالنباتات الأكبر ، والتى يكون قد نمت بها كيوتين ، فلين ، أو لجنين ، وكلها تعيق الطفيل أو تقوى جدار خلية البشرة . والنبات يكون مقاوما لطفيل ما إذا لم يتمكن الفطر من اختراق النبات بسبب عوائق تركيبية فى النبات ، فمثلا الفطر *cercospora beticola* يدخل أوراق بنجر السكر خلال الثغور المفتوحة فقط . والأوراق الصغيرة التى تكون فيها حركة الثغور غير نشطة غتهرب من الإصابة ؛ وكذلك تفعل الأوراق المسنة والتى لا يتم غزوها لأن حركة الثغر بطيئة . أما الأوراق الناضجة ذات الثغور النشطة وظيفيا فهى التى تصاب بشدة (pool and makay, 1916) .



شكل (١١٨) : ميسليوم الفطر *Thielaviopsis basicola* يدخل ورقة عن طريق ثغر .

التثبيت داخل العائل Establishment within the host : قد يستطيع الطفيل أولاً يستطيع المعيشة داخل العائل حتى بعد نجاح اختراقه له . وأول متطلب هو أن الفطر يستطيع أستهلاك الإمداد الغذائي المتوفر حالياً ، والذي يتطلب وجود إنزيمات معينة . وقد يشمل ذلك أنواعا عديدة من إنزيمات التحليل المائي التي تستطيع تحليل البكتين ، السليلوز ، الدهون ، البروتينات إلى

مكوناتها الأولية (فأحد فطريات عفن الجذور الذى يدخل أوراق نبات قابل للأصابة بالصدفة لا يستطيع البقاء لأنه لا يستطيع أستهلاك المواد الغذائية المتاحة حاليا فى الأوراق) . والمتطلب الثانى هو أن يكون الفطر قادرا على البقاء والاختراق طبيعيا خلال أنسجة النبات من أجل المحافظة على مصدر غذائى (فعلى سبيل المثال ، يجب ألا يكون العائل مقاوما) . وقد لا يستطيع الفطر إنجاز ذلك إذ (١) يقدم بروتوبلازم العائل وسطا غير ملائم ، (٢) تحدث أستجابة حساسية فائقة بواسطة العائل ، أو (٣) تتكون عوائق ميكانيكية لنمو الفطر بواسطة العائل .

وطبيعة العوامل البروتوبلازمية التى تجعل الخلية غير ملائمة لنمو الفطر قليلة الفهم ، ولكنها تشكل خط الدفاع الأول للنبات . وتتضمن الميكانيكيات الممكنة وجود مادة مثبطة للكائن الممرض ومثال ذلك يمكن ملاحظته فى الأبصال الملونة التى تقاوم الفطر *Colletotrichum circinans* (مسبب مرض لطخة البصل) وذلك بسبب وجود حمض بروتوكاتيكيك ، الذى يسبب تحطم جراثيم أو هيفات الطفيل الصغيرة . وهذا المركب غير موجود فى الأصناف الغير ملونة القابلة للأصابة (Walker et al., 1929) . وفى حالات أخرى ، يظهر ناتج أيض مثبط ويتكون بعد حدوث الأصابة ، أو تكون درجة الحموضة أو التركيز الأسموزى للبرتوبلازم غير ملائمين ، أو يكون البرتوبلازم غير قادر على الأمداد بالمواد الغذائية الضرورية للفطر : ويوجد مثال للحالة الأخيرة فى الفطر *Venturia inaequales* ، ذو الاحتياجات الغذائية الخاصة التى يجب أن يجدها فى العائل . وقد يفتقر العائل المقاوم إلى البيوتن مثلا ؛ وبذلك تستطيع سلالة فطرية غير ذات قدرة مرضية وذات حاجة للبيوتين أن تصبح ممرضة إذا ما أتيح مصدر خارجى للبيوتين (Keitt et al., 1959) .

والنباتات فائقة الحساسية hypersensitive plants هي تلك النباتات الحساسة جدا للأصابة بطفيل حيث تموت الخلايا التي تم غزوها بسرعة ، وبذلك تعزل الطفيل فى قليل من الخلايا الميتة فلا يستطيع المعيشة طويلا . ورغم أن قليلا من خلايا العائل تموت ، إلا أن النباتات يظل سليما . والعائل فائق الحساسية قد ينتج كميات كبيرة من ناتجات الأيض المثبطة للفطر كاستجابة للإصابة الفطرية ، وبذلك يقتل الفطر الغازى . ويصاحب ذلك تلون بنى سريع وتحطم لخلايا العائل المشتركة فى هذا التفاعل . ويحدث تفاعل فرط الحساسية لطفيل غير متوافق مع تركيب العائل الذى تحكمه ميكانيكية الجين للجين ويمكن أن يحدث عندما يخترق أول ممص خلية العائل أو بعد تكون عدة ممصات (bushnell, 1972) .

والعوائق الميكانيكية ببساطة هي مكونات خلوية تجعل من المستحيل على الفطر أن يتقدم أكثر داخل نسيج العائل . وكثير من النباتات المريضة يلاحظ بها تغلظات نصف كروية محددة تظهر غالبا كجزء من الجدر ولكنها تختلف فى تركيبها وقد تكون إفرازات كالوسية . مثل هذه التغلظات تتكون بواسطة خلية العائل عند موضع إختراق الفطر وتحصر الفطر عمليا داخل جراب . ورغم أنه من الصعب إثباته ، فقد أقترح أن هذه الأغمدة تقوم بوظيفة حجز ميكانيكى (Aist, 1979) . وتشمل العوائق الميكانيكية الأخرى (١) تكوين فلين أو أفران صمغ عند الجرح كأستجابة للأصابة ؛ (٢) التغليظ الطبيعى لجدر الخلايا بحيث يصعب إختراقها (بسبب التغليظات الثانوية غالبا) ؛ (٣) التواجد الطبيعى للصفحة الوسطى التى تكون غالبا مقاومة بصورة غير عادية للهضم الأنزيمى .

الإصابة Infection : يفرض أن الطفيل قادر على أن يثبت نفسه داخل العائل ، فيجب أن نهتم بالوسائل التى ينمو بها الطفيل داخل الأنسجة والطرق التى يسبب بها الضرر للنبات .

وأحد مجموعات الطفيليات (تلك التى تسبب أعفانا طرية ، وتشنت الماء فى الأنسجة) تقتل الأنسجة قبل انتشارها وذلك بإفراز إنزيمات بكتينية التى تهدم الصفيحة الوسطى وبكتينات جدر الخلايا ، مسببة تفكك الخلايا وبالتالي موت النسيج . ويكون الموت مصحوبا بتغيرات سريعة فى النفاذية تنتج عن تحطيم الأشرطة السيتوبلازمية . ورغم أن الميكانيكية الدقيقة لتحطم الغشاء البلازمى غير معروفة ، فإنها قد تكون متعلقة بالانتفاخ الذى يرجع للضغط الأسموزى الذى يظهر فى غياب الجدر المحددة ويسمح بتفكك الروابط الأليكترولينية ، (Mount 1978) . ومن المحتل أن السموم الغير إنزيمية تشترك أيضا فى قتل الخلايا . ويعيش الفطر بعد ذلك مترمما على الخلايا الميتة . ويحدث عفن جذور البطاطا الحلوة المتسبب بالفطر *Rhizopus stolonifer* بهذه الميكانيكية .

وتتكون المجموعة لمجموعة الرئيسية الثانية من الطفيليات من تلك التى تتغذى مباشرة على خلايا النبات الحية ، إما مع أو بدون قتلها فى النهاية . وهى إما تخترق أو تعيش فى حالة إتصال دائم معها . ويجب أن تكون هذه الفطريات : (١) تنمو بين الخلايا مع وجود ممصات ، (٢) تنمو بين الخلايا ولا توجد أى طريقة لإختراق الخلايا ، (٣) تنمو داخل الخلايا ، (٤) أى تداخلات منها . وقد يكون الضرر المرضى للعائل هو تحطيم النسيج أو أى خلل فى النمو الطبيعى ، التكاثر ، أو العمليات الفسيولوجية (مثل انتقال الماء ، أو التنفس) .

تحلل الأنسجة *Tissue disintegration* : إن تحطيم الخلية والنسيج يمكن أن يتم بهدم الصفيحة الوسطى بواسطة الإنزيمات البكتينية أو هدم جدر الخلايا بواسطة الإنزيمات السلسيلوزية أو كلاهما . وهذه تعادل الطراز المذكور سابقا الخاص بتحطيم الأنسجة أمام الفطر ، كما يوجد فى الأعفان الطرية . ويختلف

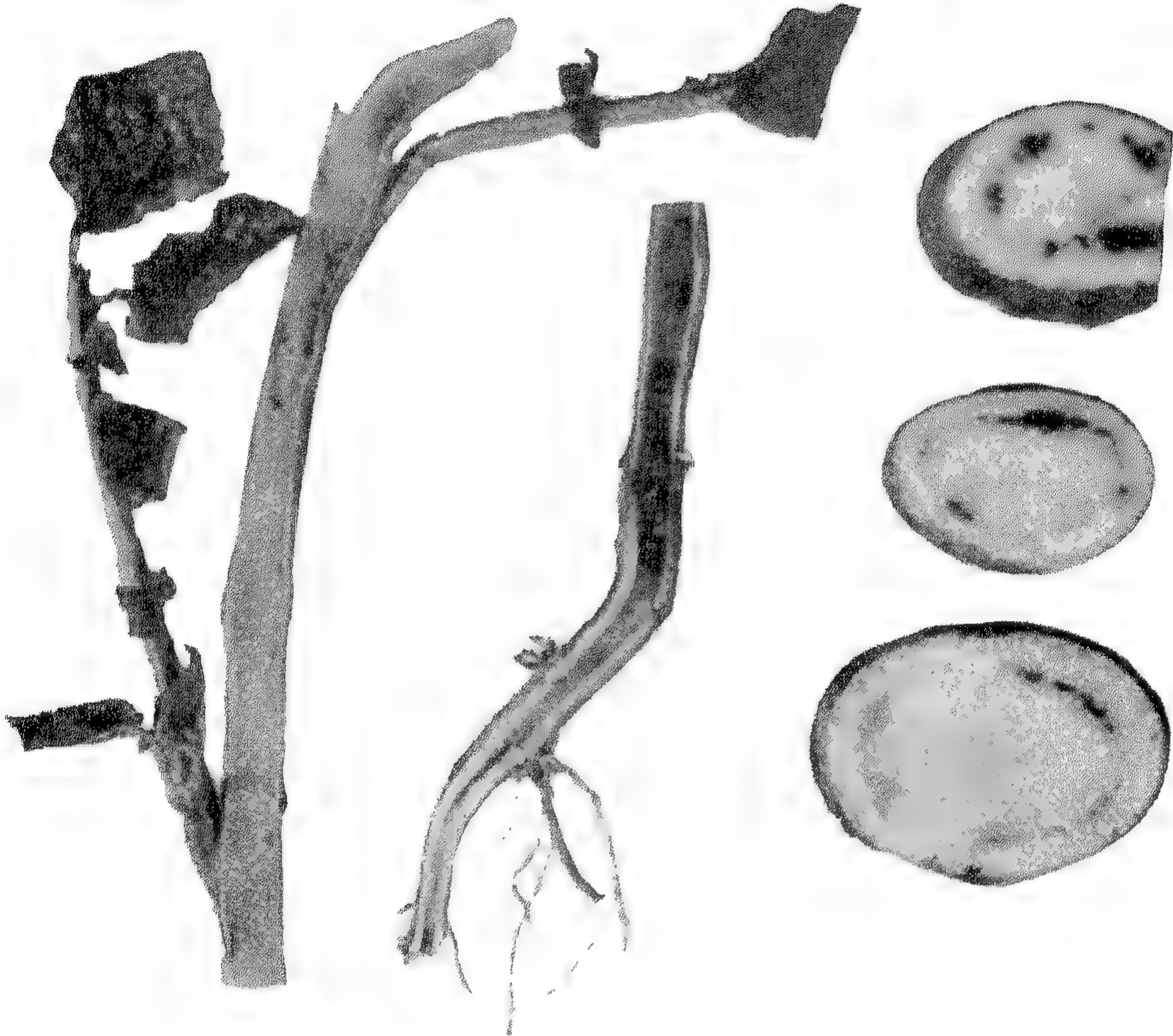
أمتداد وتكسر أو ليونة الجدار ، كما أن التأثير - بعكس الموجود فى الأعفان الطرية - يمكن أن ينتج ببساطة فى صورة ضعف النسيج إضافة إلى تفككه .

وفى طراز آخر من تحطم الخلايا يهاجم البروتوبلاست مباشرة . ورغم أن المعروف قليل نسبيا عن طريق مهاجمة البروتوبلاست فى مرض معين ، فإنه من المحتمل أن يكون الضرر الأولى : (١) تحطم أو تغير الغشاء الشبه منفذ ، مع فقد تال فى الماء ونواتج الأيض من الخلية وحركة غير محدودة للجزيئات داخل الخلية ؛ أو (٢) فعل مباشر لإنزيم تحليل البروتين أو سم غير إنزيمى على البروتوبلاست ، مما يؤدي إلى خلل أو تثبيط عمليات الأيض الطبيعية . وتنتج السموم بواسطة العديد من الفطريات الممرضة ، وتأثيراتها الهادمة يمكن أن تظهر تجريبيا بإستخدام السموم فى غياب الفطريات التى تنتجها . وسموم كثيرة تعرف بتأثيرها على الغشاء البلازمى ؛ مثل فيكتورين victorin المنتج بواسطة الفطر *Helminthosporium victoriae* والذى يحدث تفككا فى خلايا العائل وفقد كميات كبيرة من الإليكتريليات والمواد الأخرى ، فى حين يتم تثبيط الأمتصاص وتجمع الأملاح المعدنية والمواد الأخرى . وفى النهاية تتكون فى خلايا الشوفان المصابة بالفطر *H. victoriae* حالة تحليل بلازمى كاذب وتموت . ورغم أن سموما عديدة من فطريات أخرى لها نفس التأثير ، فإن تأثيرات مختلفة مثل زيادة إمتصاص النترات ممكن أن تحدث بواسطة سموم أخرى (Wheeler, 1968) . ويستفيد الفطر من هذه الأنشطة المرضية لأنه يكون قادرا على أستخدام محتويات الخلايا المحطمة لنموه .

ويؤدى تكسر الأنسجة إلى ضعف العمليات الفسيولوجية الطبيعية فى الجزء النباتى . فمثلا لا تستطيع الورقة أن تنتج الغذاء فترة طويلة ، أو لا تستطيع الجذور أمتصاص الماء زمنا طويلا . كما ينتج عنها أيضا موت الجزء النباتى ،

مثل مساحات من الأوراق أو السوق ، وهو ما يسمى نيكروزيس necrosis وتشمل الأعراض النيكروتية (موت النسيج) الأعفان الجافة ، تجعد أو إنكماش النسيج مع عدم إفراز سائل (يوجد فى العفن الجاف فى البطاطس المتسبب عن الفطر *Fusarium coeruleum*) ؛ التقرح ، وهو عبارة عن جرح أو بقعة محددة فى مستوى أسفل الساق وتحاط بنسيج سليم (توجد فى لفحة القسطل المتسببة عن الفطر *Endothia parasitica*) ؛ التسقيط damping-off ، حيث يحدث تحطيم مائى لأنسجة القشرة فى البادرات الصغيرة عند نقطة خروجها من التربة (وتوجد فى معظم أنواع النباتات البذرية وتتسبب بواسطة فطريات مختلفة ، تشمل عدة أنواع من جنس *Pythium*) ؛ أعفان الجذور ، وهى تعفن أنسجة القشرة واللحاء فى الجذر وقاعدة الساق (تتسبب بواسطة أنواع عديدة من *Rhizoctonia* ، *Fusarium* «شكل ١١٩») ؛ تبقعات الأوراق ، وهى بقع محددة على الورقة (توجد فى جرب التفاح المتسبب عن الفطر فى *Venturia inaequalis*) (شكل ١٢٠) ؛ اللفحة ، وهى تلون عام وسريع باللون البنى للنسيج وينتج عنها الموت (توجد فى لفحة الفراولة المتسببة عن الفطر *Leptosphaeria coniothyrium*) (شكل ١٢١) .

التداخل مع النمو العادى Interference with normal growth : قد لا يسبب الطفيل هدمًا خارجيًا للخلايا والخلايا وأنسجة العائل ولكنه بدلا من ذلك يسبب تغيرات كمية أو نوعية فى نظام النمو الطبيعى . والنمو فى النباتات تتحكم فيه أو كسينات ومواد مثبطة أو نظم فى التخليق واستجابة الخلايا للأوكسينات التى تزيد النمو . وبعض نواتج الأيض المتكونة بواسطة الفطريات الممرضة تكون مماثلة فى فعلها للمواد المنظمة التى تحدث طبيعيا فى النباتات . وتستطيع نواتج أيض أخرى من إظهار استجابات مورفولوجية غير عادية فى



شكل (١١٩) : تأثيرات الفطر *Fusarium eumartii* على أوراق ، سوق ، ودرنات البطاطس . تشمل أعراض الإصابة اصفرار داخل الأوعية وتجعد الوريقات ، تلون الحزم الوعائية في السوق والدرنات ، وتبقع بنى وموت في نخاع الساق .

النبات ، تخالف تلك المعطاه بالأوكسينات والآلية المنظمة طبيعيا . والميكانيكية الثالثة المحتملة هي أن الفطر الممرض قد لا يطلق ناتج أبيض ذو تأثير مورفولوجي ولكنه يتداخل مع الجهاز التنظيمي للعائل والذي يحدد أو يتحكم طبيعيا في النمو .



شكل (١٢٠) : تبقات على الأوراق والثمار المتسببة عن فطر جرب التفاح ، *Erwinia amylovora*

وأحد الأعراض الناشئة عن التداخل مع النمو العادى هو التضخم hypertrophy ، أى النمو الزائد لجزء نباتى . وتتضمن الأمثلة تجعد الأوراق الذى يعزى لزيادة تكوين نسيج وزيادة تكون الأنثوسيانين فى الخوخ المصاب بمرض تجعد أوراق الخوخ ، الفطر *Tophrina deformans* ؛ تكوين جذورا عرضية فى نباتات الطماطم المصابة بمرض فيوزاريومى ؛ والكرات (وهى كتل متضخمة من نسيج تشبه الأورام) مثل تلك التى تتكون فى الكرنب بواسطة كائن الجذر الصولجانى ، الفطر *Plasmodiophora brassicae* ، أو بواسطة كائن تفحم الذرة ، الفطر *Ustilago maydis* (شكل ١٢٢) . وعموما ، لا يكون النمو غير



شكل (١٢١) : لفحة الفراولة المتسببة عن الفطر *Leptosphaeria coniothyrium* . لاحظ انتشار الموت على أجزاء النبات .

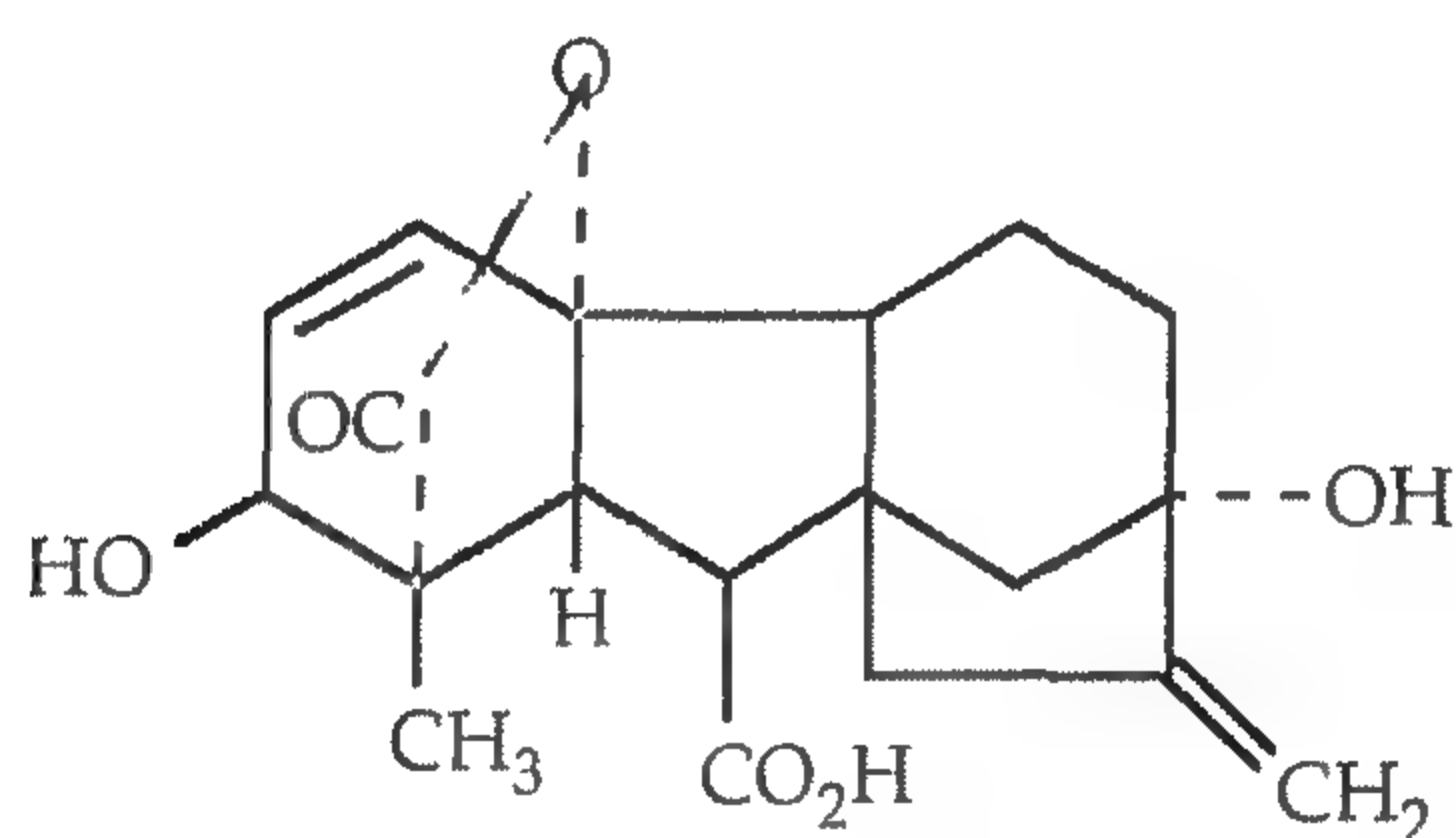
الطبيعى ضارا للنبات فى حد ذاته ، ولكنه يسبب خلا وظيفيا لعمليات فسيولوجية أخرى ، مثل حركة الماء أو التكاثر ، وخاصة أنه يعكس الوضع ويستخدم الغذاء المتاح والمطلوب لتدعيم نمو النبات العادى للفطر المتطفل .



شكل (١٢٢) كرات على كوز ذرة ناتجة من التفحم العادى للحبوب فى مرض تفحم الذرة المتسبب عن الفطر *Ustilago maydis* . يمكن مشاهدة الجراثيم التيليتية السوداء من خلال نسيج العائل الممزق .

وواحد من أكثر الأمثلة المدروسة عن التداخل مع النمو بواسطة الطفيل هو مرض (باكانى bakanae) أو "البادرة الحمقاء foolish seedling" فى الأرز

المتسبب بواسطة الفطر الأسكى (*Fusarium Gibberella fujikuroi*) *moniliforme* . ففي الأرز ، تصفر الأوراق وتنحني للداخل وغالبا ما يتوقف نمو البادرات المتأثرة . يحدث نقص فى المحصول عادة . وفى بعض الحالات ، تنمو النباتات المتأثرة بسرعة أكبر من النباتات السليمة وتكون مميزة بسبب حجمها الكبير ، مظهرها الواضح ، وإزهارها المبكر . والمركبات الحيوية المنشطة المنتجة بواسطة الطفيل وجد أنها أحماض جبريليك (شكل ١٢٣) . وعند إدخالها فى نباتات اختبار ، كانت هذه الأحماض الجبريلينية مماثلة فى نشاطها الحيوى للمركبات المنظمة للنمو التى تحدث طبيعيا فى النباتات الراقية (Braun, 1959) .



شكل (١٢٣) : حمض الجبريليك .

التداخل مع العمليات الفسيولوجية - Interference with physiological processes : تتداخل عديد من الفطريات المتطفلة مع العمليات الطبيعية للنبات مثل التغذية ، الامتصاص وحركة الماء والعناصر خلال النبات ، والتنفس . وقد تتحطم الأنسجة أولا تتحطم فى هذه الحالات . وقد يغير الخل فى عملية فسيولوجية نظام العمل فى عملية فسيولوجية أخرى ، لدرجة أن مثل حالات الخل هذه تؤثر تأثيرا كبيرا على النبات .

ويمكن للطفيل أن يتداخل مع العمليات الغذائية للنبات عن طريق (١) طمس التخليق الضوئي ، (٢) منع انتقال نواتج التمثيل الضوئي إلى الأجزاء الغير خضراء من النبات (ربما بواسطة الإضرار باللحاء) ، أو (٣) إعادة توزيع المواد الغذائية أو بواسطة تمثيلها ، وبذلك يمنع أستهلاكها الطبيعي بواسطة النبات . وبالرجوع إلى النقطة الأخيرة ، فإن هذه المواد الغذائية التي تستغل بواسطة الطفيل غالبا هي الكربوهيدرات ويحتمل مركبات وسطية في التخليق الضوئي أو الجليكوليسى . وهذه تشمل الجليسرالدهيد ، حمض فوسفو جليسيريك ، الأسيتون ثنائى الهيدروكسى ، حمض أكسالوأسيتيك ، أو رببولوز ثنائى الفوسفات . وتشمل أعراض الإصابة الناتجة عن التداخل مع المواد الغذائية نقص النمو أو تقزم أجزاء النبات التي ينتج عنها نقص كبير في المحصول وكذلك التبكير في النضج أو الشيخوخة . ويؤدى غيرها إلى تحطيم النبات ؛ مثل كل من أمراض الصدا والبياض الدقيقى التي تضعف التمثيل الضوئي والتوزيع الطبيعي لنواتجه . وفى هذه الأمراض ، توجد مساحات "ينخفض" فيها الغذاء حيث يتجمع بتركيزات عالية عادة على نفقة النسيج المجاور ، والذي يوجد قرب ممصات الطفيل . والخلايا المجاورة للمصات قد تتضخم أحيانا وتطول مدة حياتها المؤقتة . وفى النهاية ، يوجد اختزال فى اليخضور فى كل أجزاء الورقة وتصبح جميع أجزائها مصفرة (Bushnell, 1972; huber, 1978; kosuge, 1978) .

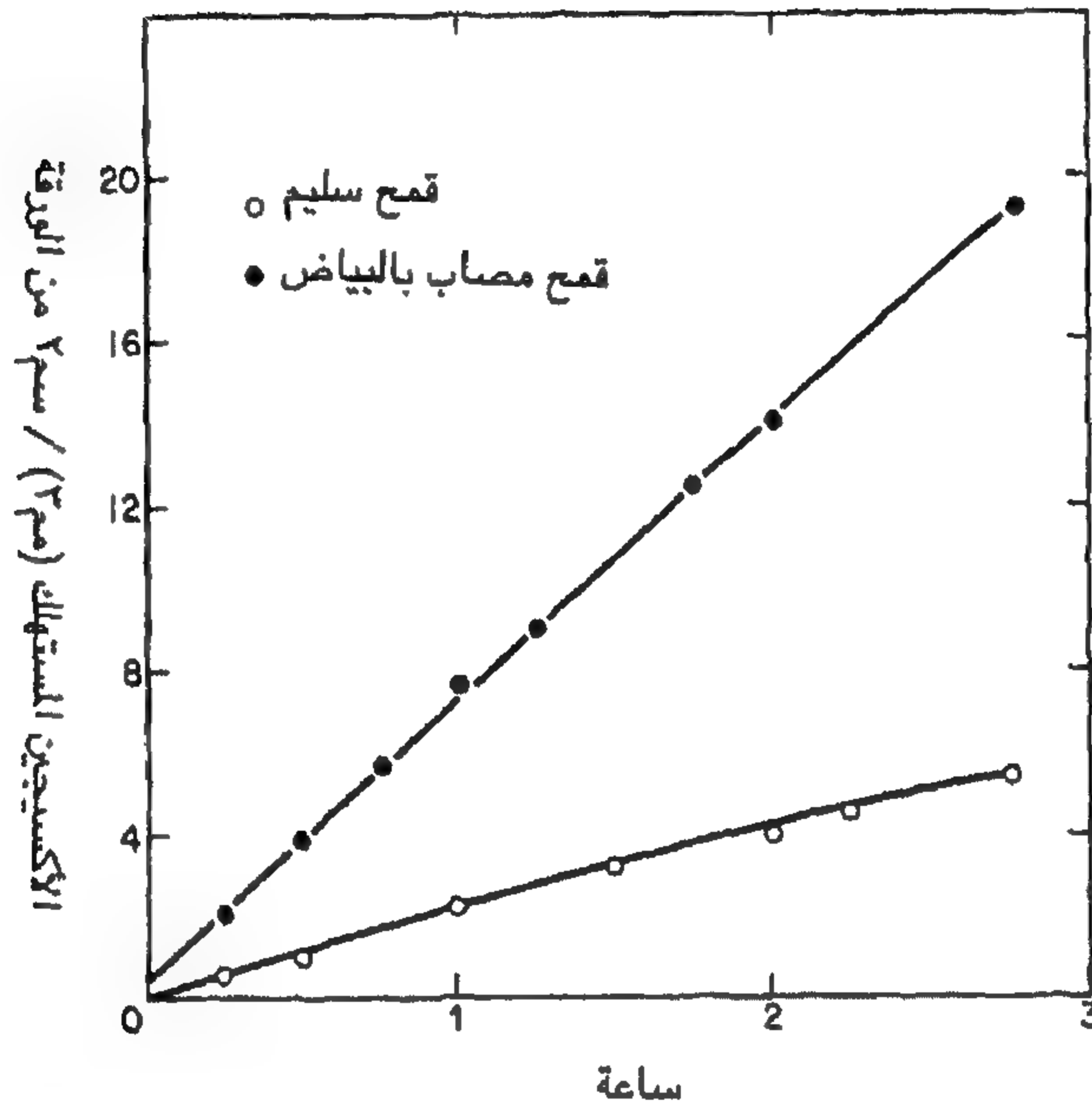
ويضعف امتصاص الماء والعناصر بعدد من الظروف ، التي تشمل مرض الجذر أو تحطمه ، هدم عام للنسيج الذي يجب أن يمر الماء خلاله ، وتكوين الصمغ فى منطقة الخشب . وبعض السموم المنتجة بواسطة الفطريات المتطفلة

تؤدي إلى استمرار فتح الثغور ، مما ينتج عنه فقد كميات كبيرة من الماء عن طريق النتح المستمر . وطفيليات مثل الفطر *Venturia inaequales* والعديد من فطريات الأصداء تنمو في مواضع تحت الكيوتيكل ، وينتج عنه القطع الموضعي في الكيوتيكل غير المنفذ فقد الماء بواسطة النتح عند منطقة القطع . وقد عبر أولا عن فقد الماء عموما كنقص أنتفاخ الخلايا فهو التأثير المباشر ، ولكن يتبع ذلك ذبول أو سقوط الأوراق وقمم الساق ، واختزال النمو في النهاية . وتتسبب أمراض نباتية عديدة بطريقة غير مباشرة إلى الخلل في انسياب الماء ، ولكن أمراض الذبول ، مثل الذبول الفيوزاريومي في الطماطم المتسبب بواسطة الفطر *Fusarium lycopersici* والمرض الهولندي في شجرة الدردار (المتسبب بالفطر *Ceratocytis ulmi*) ، هما أساسا مرضين من أمراض الجهاز الوعائي . وتسبب فطريات مرض الذبول مناطق ميتة محددة في الخشب . وتقوم الإنزيمات البكتينية المنتجة بواسطة الطفيل بفعالها على الصفائح الوسطى التي تكون مكشوفة في النخاع ، محررة حمض البكتيك ونواتجات تحليل مائي أخرى ، التي تتحول بفعالها بعد ذلك إلى كائسيوم غروي وبعد تحليل مائي آخر إلى صمغ . وقد تنتج الفطريات أيضا عديدات تسكر مخاطية تكون كتلة صمغية . ورغم أن المستقبل الدقيق لعديدات التسكر المخاطية هذه غير معروف ، فقد أقترح أنها تشتق من الهيفات وتسد الأوعية أو تكون معلقا أو محلولا في الماء الموجود في الخشب ، مما يزيد من لزوجته ومقاومته للأنسياب . كما يختزل انسياب الماء أيضا لفترة ما بواسطة الهيفات إذا وجد منها كم كبير في خلية مصابة بشدة ، ولكن الهيفات نفسها لم تؤخذ في الاعتبار على أنها عامل يؤدي إلى نقص انسياب الماء . وقد تتكون التليوزات tyloses كنتيجة للإصابة ، وهي عبارة عن زوائد بروتوبلازمية بشكل البالون تمتد خلال النقر من الخلايا البرانشيمية

المجاورة إلى داخل الأوعية . وقد تصبح التيلوزات كبيرة وعديدة ومتزاحمة لدرجة أنها تكون كتلة بشكل النسيج تسد الأوعية تماما (Talboys, 1978) . وبالإضافة إلى السدادات الحقيقية فى مجرى الماء ، فإن انسياب المعادن داخل النبات يتعثر بشدة . فقد وجد أن حركة الفوسفور المشع يمكن أن تختزل إلى ٩٦ ٪ - ٩٨ ٪ فى خشب نباتات الطماطم المصابة بفطر الذبول الفيوزاريومى (Huber, 1978) . كما تنطلق أيضا ناتجات أيض سامة مثل الإيثيلين والفينول . وتختلط الفينولات مع الصمغ ، وعبر التأكسد تصبح الفينولات حمراء - بنية ، مسببة التلون المميز للأنسجة المريضة . ويحمل الإيثيلين لأعلى إلى الأوراق ، حيث يسبب تساقطها . وبتقدم المرض ، تصفر الأوراق ، تموت ، ثم تسقط بعد ذلك . والشدة الفعلية لمرض الذبول قد تتباين كثيرا . فإذا كانت خلايا قليلة فقط أو قطاع صغير من النسيج الوعائى هو المصاب ، فإن التأثير يكون فى حده الأدنى ويشمل فقط حركة الماء فى هذه الخلايا . وبالمقارنة ، ينتج عن الإصابة المكثفة سد كمي للأوعية يؤدي إلى موت النبات (Talboys , 1978) .

ويزداد معدل التنفس فى الأنسجة المريضة عادة ، ويحتمل تفريغ النبات من مخزون الطاقة المتاحة (شكل ١٢٤) . ويصاحب زيادة التنفس عادة إرتفاع فى درجة الحرارة . وتعزى زيادة التنفس إلى فقد التحكم فى المسار الأيضى (ربما لعدم ربط الفسفرة والأكسدة) (Kosuge, 1978) . وكثير من التفاعلات المستهلكة لجزئ ATP ، أدينوزين ثلاثى الفوسفات ، (وهى أساسا تفاعلات تخليقية دفاعية) فى أنسجة العائل تزداد كاستجابة للأصابة . وتشمل مثل هذه التفاعلات تكوين الفلين ، زيادة التيارات السيتوبلازمية ، نمو فائق فى الخلية ، زيادة تخليق المركبات ، وتجمع وتحرك المركبات إلى مكان الإصابة (Allen,

(Uritani and Akazawa, 1959). وقد أقترح أن زيادة التنفس هو متطلب يسبق بدء واستمرارية تفاعلات المقاومة في النباتات (Uritani and Akazawa, 1959).



شكل (١٢٤) : زيادة التنفس في أنسجة القمح المصابة بفطر البياض الدقيقي ، *Erysiphe graminis* ، عنه في الأنسجة العادية . أخذ امتصاص الأكسجين كدليل لمعدل التنفس .

البيئة Environment

تفتقر النباتات إلى الجهاز التنظيمي المعقد الموجود في الحيوانات الراقية ، ونمو النبات يرتبط كثيرا بالظروف البيئة السائدة عن النمو في الحيوان . وظهور المرض النباتي ، بعكس المرض في الحيوان ، هو لذلك يتم التحكم فيه مباشرة

الظروف البيئية الخارجية . وحيث أن المرض النباتى هو محصلة التفاعل بين الطفيل والعائل ، فإن أى عامل بيئى تكون له القدرة على التأثير على الطفيل أو العائل ، وفى الطريقة التى يتفاعلان بها . وكل من الطفيل والعائل له تفاعلات فردية لكل عامل بيئى ؛ فمثلا الفطر المتطفل له درجات حرارة دنيا ، قصوى ، ومثلى للنمو (أنظر الفصل الأول) وهذا المدى قد يختلف عن ذلك الملائم للنبات العائل . وللفطر درجة حرارة نموذجية لإحداث الإصابة ، بينما النبات له نطاق من درجات الحرارة يكون عندها أفضل مقدرة فى منع الإصابة . ولهذا السبب ينمو المرض النباتى لحدده الأقصى فى هذا النطاق من الضيق الذى تكون فيه الظروف البيئية مناسبة للفطر ولا تكون مناسبة للنبات العائل .

وتشمل الظروف البيئية التى تفرز التأثير الموجود على أمراض النبات درجة حموضة التربة المواد الغذائية المتاحة فى التربة ، رطوبة التربة تهوية التربة ، طول الأمطار ، الرطوبة الجوية ، نطاق درجات الحرارة وتذبذبها ، وشدة الضوء . وكل ارتباط بين فطر متطفل وعائل يتفاعل بصورة غير متساوية للظروف البيئية ، وهذه الظروف البيئية الملائمة لمرض ما قد تكون مثبطة لمرض آخر . والأهمية النسبية لمختلف العوامل البيئية تتباين من مرض لآخر ، ولكن تباينات درجة الحرارة والرطوبة هى تلك التى تكون غالبا حرجية .

المكافحة Control

عند مكافحة مرض نباتى ، يكون قليل القيمة نسبيا محاولة إنقاذ نبات فردى (إلا إذا كان نبات زينة قيم مثل شجرة دردار) . وبدلا من ذلك ، يوجه الانتباه للحد من الانتشار أو التوسع الإضافى للمرض . ويمكن أن تأخذ مقاومة المرض النباتى أشكالا متعددة .

تتضمن أحد طرز قياس المقاومة منع الفطر المتطفل عن المساحة التى لا يوجد فيها . ويأخذ المنع أشكالا من الحجر ، وعليه فالنباتات التى يمكن أن تحمل الطفيل لا تنتقل داخل المنطقة أو الدولة الخالية من هذه الآفة .

والطريقة الثانية للمقاومة هى إستئصال أنواع العوائل القابلة للإصابة من مساحة ما ، وهذا يؤدى بصورة غير مباشرة إلى التخلص من الطفيل . ويفيد هذا الطراز من المقاومة فى حالة فطريات الأصداء ثنائية العائل والتى تحتاج إلى عائلين لى تكمل دورة حياتها . يستأصل العائل عديم القيمة الاقتصادية ؛ فمثلا إستئصال نبات البرى برى يمكن أن يستخدم لمقاومة صدأ الساق فى القمح .

وغالبا نصل لمقاومة مرض بالمعلاملات الزراعية أو وقاية النبات . وهذه تشمل التحكم فى البيئة ، الطرق الصحية ، الدورة الزراعية ، ومعاملة النباتات النامية بالمبيدات الفطرية . وكما سبقت الإشارة ، قد تؤثر العوامل البيئية على المرض . ويمكن للمزارعين التحكم فى مرض نباتى خاص بتحويل صوراً معينة فى البيئة بحيث تكون مناسبة لنمو النبات ولكنها تكون غير مناسبة لنمو المرض . فعلى سبيل المثال يتغير مستوى الرطوبة بالرى ، إما بإستخدام الرشاشات ، التنقيط ، أو بواسطة الغمر ، بينما تتغير درجة الحرارة بواسطة تظليل التربة أو بتغيير موعد زراعة المحصول . وتشمل الطرق الصحية التخلص من أجزاء النبات المصابة وتعقيم الوسط الذى يحتمل أن يحمل الطفيل ويهىء طرق الانتشار من حقل لآخر . والدورة الزراعية هى تكرار زراعة نباتات غير قريبة فى نفس الحقل (مثل فول الصويا ، البطاطس ، القمح ؛ ويمكن تبادلها) . وتمنع الدورة الزراعية البناء المكتمل للفطريات المتطفلة بحرمانها من المحصول القابل للإصابة ومسببة مجاعة لها . والمبيدات الفطرية الكيميائية (مثل النحاس ، الكبريت ، والداى ثيوكرامات) يمكن أن تضاف خارجياً إلى النبات بالرش أو التعفير . والمبيدات

الفطرية تقتل الفطريات عن طريق تثبيط تخليق الشيتين أو إحداث خلل فى الغشاء البلازمى ، التنفس ، أيض مركبات ستيرول ، الانقسام النووى ، أو تخليق الأحماض النووية DNA RNA ، وتخليق البروتين . ومبيد فطرى واحد يمكنه إضعاف واحد أو أكثر من هذه الوظائف .

وتتزايد أهمية التنبؤ بالمرض فى مكافحة مرض معين . فيجب حفظ تسجيلات تبادل الظروف الحيوية (مثل، تحرر الجراثيم) والظروف المناخية ثم ربطها بالعوامل المعروفة والملائمة لمرض معين ويجب استخدام الحاسب الآلى (الكمبيوتر) لتخزين وربطة النتائج وأيضا لاقتراح نماذج لنمو النبات والمرض . وبعد ذلك تنصح مراكز التنبؤ المحلية والدولية المزارعين بأى إنفجار مرضى غير عادى يكون متوقعا . وبالمقابل ، تتخذ إجراءات المنع فى الحقل مثل الطرق الصحية الاحتياطية ، المعاملة بالمبيد الفطرى أو تغيير تاريخ الزراعة .

وقياسات المكافحة المشار إليها عاليا هى مكلفة فى التطبيق ولا تكون مؤثرة غالبا ، خاصة إذا أجريت فى منتصف الوباء . والطريقة المثلى للمكافحة هى زراعة المحاصيل المنيعة للطفيليات وبالتالى لن تصبح مصابة . وتشمل عملية تنمية أصنافا منيعة برامج تربية نبات مكثفة . ومثل هذه البرامج تصبح معقدة بسبب أن أعدادا كبيرة غالبا من الأصناف الفسيولوجية ، السلالات ، والطرز الحيوية لنوع فطرى تظهر والتي تختلف فى قدراتها المرضية . وهذا ما يجعل من الصعب نسبيا أن ننمى عائلا يكون مقاوما لجميع هذه الصور من الفطر . وإذا نمى صنف مقاوم ، تبقى احتمالات أن خطوطا وراثية جديدة من الفطر ستظهر وأن مجموعات جينية جديدة ستثبت خلال الإنتخاب الطبيعى . وتكوين طرزا فطرية ممرضة جديدة يؤدى إلى المبادرة بتقديم خطوطا وراثية جديدة من نباتات المحاصيل للتوصل إلى مقاومة المرض .

الفصل السابع

الفطريات كمتكافلات Fungi as Symbionts

تكون بعض الفطريات بإنتظام علاقة مشاركة مع كائنات أخرى ، تكون أحيانا للتخلص من البقاء الغير مدعوم . ويطلق على مثل هذه المصاحبة المنتظمة مصطلح التكافل symbiosis ، ويسمى كل شريك بالمتكافل symbionts . ويتضمن التكافل جميع العلاقات التي توجد فيها مصاحبة منتظمة ، وهذه تشمل التطفل parasitism . وكما علمنا من الفصل السابق ، تضر العلاقة التطفلية بأحد الشريكين . وعلى النقيض من ذلك ، يستفيد كلا الشريكين من العلاقة التكافلية ، أو قد يتقاسم الشريكان الغذاء ولكن لا يضر أحدهما وقد لا يستفيد من هذه العلاقة . وفي هذا الفصل ، سنعرض علاقات بعض المتكافلات الفطرية التي تسبب ضررا طفيفا أو لا تسبب ضررا لعوائلها . وفي جميع الحالات ، يستفيد الفطر غذائيا من العلاقة ، ولكن تختلف الفوائد (إذا وجدت فعلا) للفرد غير الفطري .

الفطريات كمرافقات للنباتات Fungi as Partners of Plants

لقد وجدت الفطريات في مصاحبات ثنائية مع نباتات تتراوح من الطحالب (حيث تكون حالة النبات الثنائى هي الأشن lichen) إلى أجزاء أو الثالوسات

الأولية للسرخسيات وأخيرا للمصاحبة مع جذور النباتات الوعائية (يصطلح عليها بالميكوريزا mycorrhiza أو الجذر الفطرى) . وليس معروفا عموما إلى أى مدى تكون هذه العلاقات متشابهة فى حياتها . وقد وجه الانتباه أساسا إلى النباتات الراقية الهامة إقتصاديا . وناقش الطرازين الأفضل معرفة ، الأشنيات والميكروهيزا .

الأشنيات Lichens

إن المصاحبة بين فطر وطحلب والتي ينتج نتج عنها شكل ظاهرى ثالث مخالف لكل من الشريكين تسمى الأشن ويستثنى من هذه القاعدة المصاحبات التى يدخل فيها فطر وطحلب فى علاقات محددة لا ينتج عنها تركيب ظاهرى جديد ، مثل نمو طحلب فوق فطر عيش غراب أو التطفل المحدود لخلايا طحلبية بواسطة فطريات .

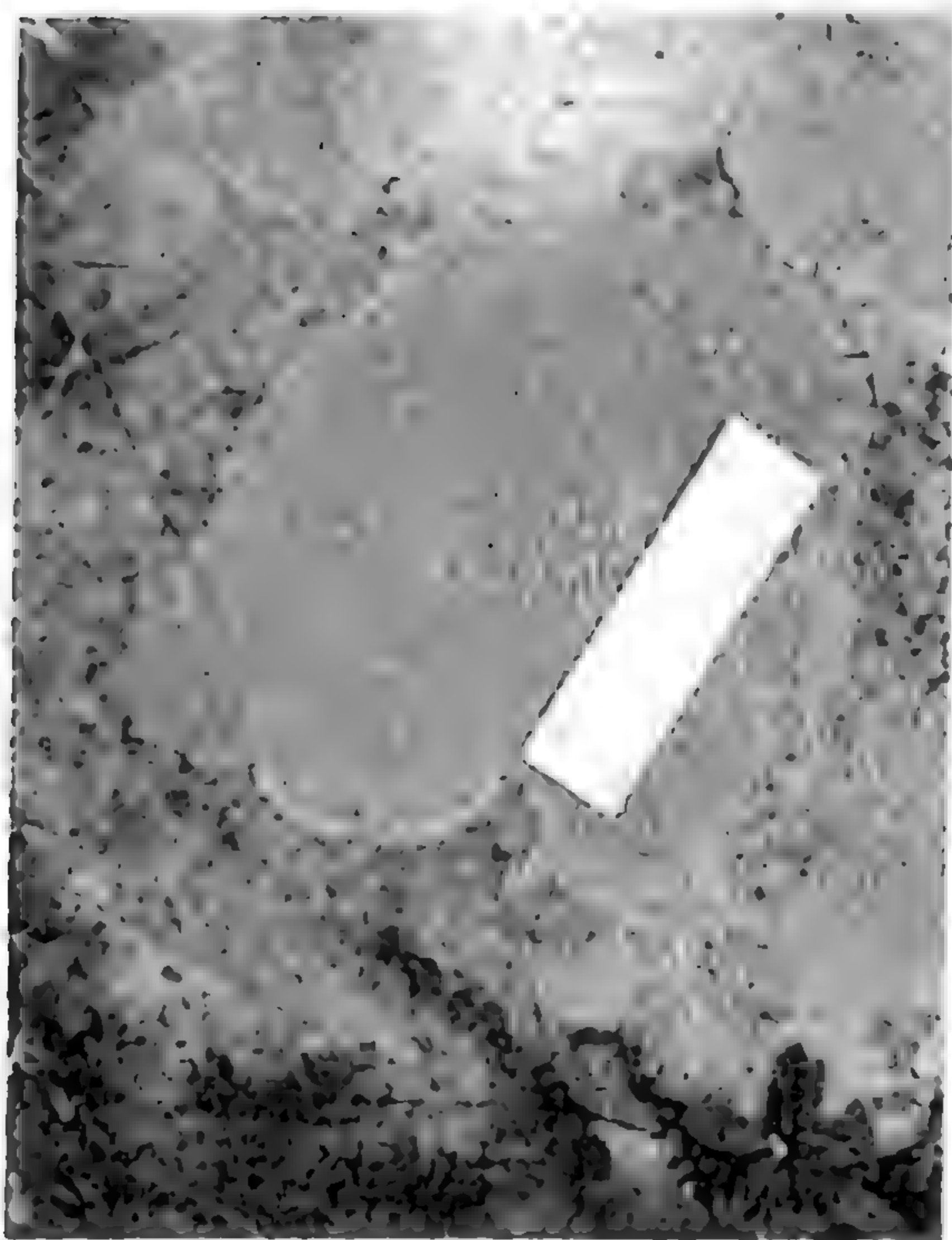
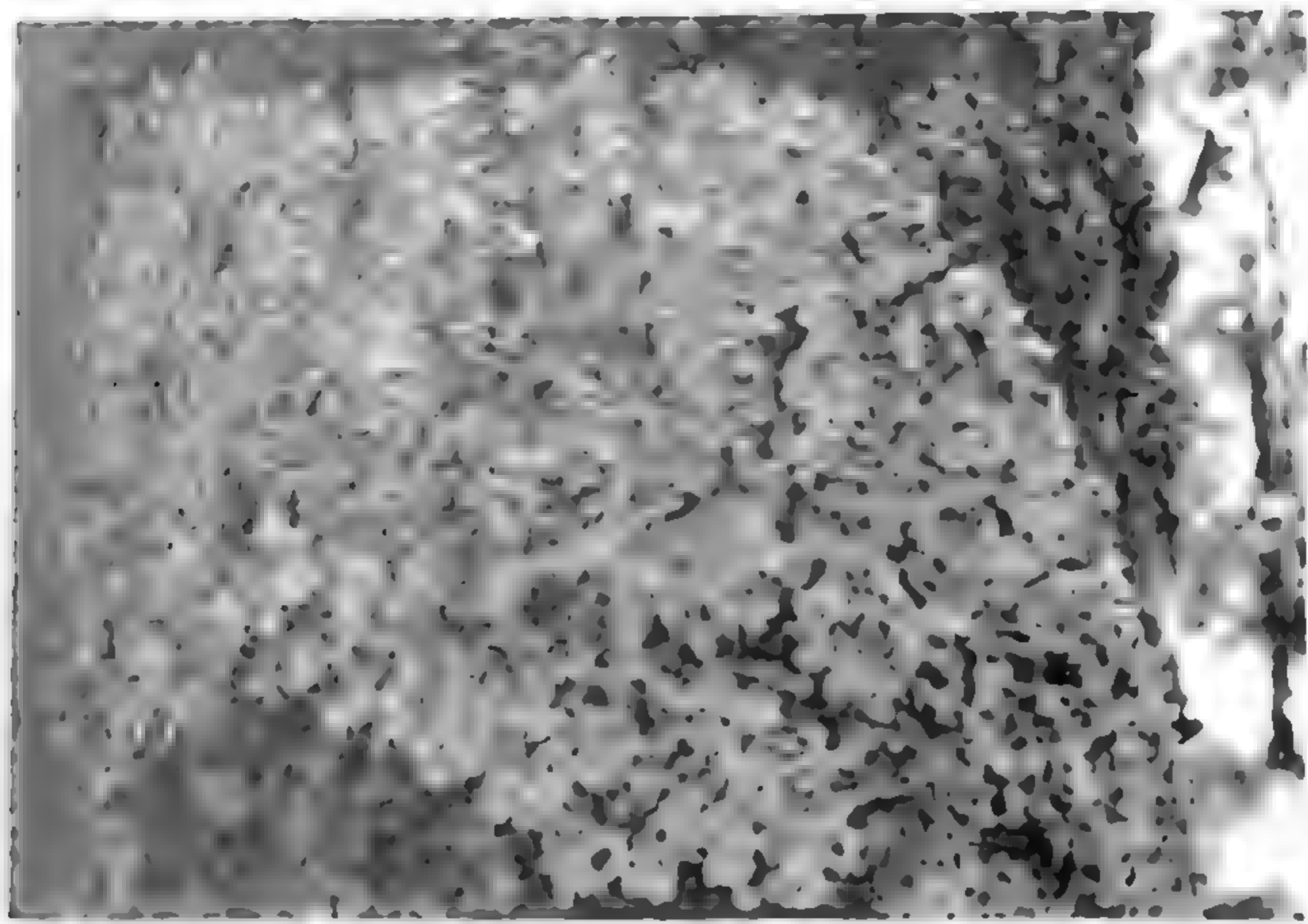
والمصاحبات الأشنية يمكن أن تتميز بعد التكاثر الجنسى ، وأن شكله الظاهرى ثابت جدا لدرجة أنه أعتقد بأنها نباتات مستقلة وراثيا حتى وصف عالم النبات السويدي Simon Schwendener طبيعتها الأزواجية عام ١٨٦٨ . وحتى وقتنا الحالى ، يوجد أكثر من ١٦٠٠٠ "نوع" أشنى يمكن أن تقسم فى شكل الطائفة الخاصة بها ، طائفة الأشنيات the Lichenes ، بإستخدام الصفات المميزة الخاصة للمصاحبة الأشنية . وحيث أن الأشنيات هى مجموعة حيوية وليست مجموعة ذات صلة وراثية ، فإن بعض علماء التقسيم أعطوا أسماء علمية صحيحة لكل من الشريكين الفطرى والطحلبى وبعد ذلك يكاملهما فى وضعهما من التصنيفات الفطرية والطحلبية .

والأشنيات يمكنها البقاء تحت ظروف قاسية لا يمكن أن تتحملها غالبية النباتات . فهي توجد حقيقية في جميع البيئات من الصحراوية إلى الساحلية الرملية الباردة ، من الصخور العارية إلى التربة الخصبة أو الأوراق الحية ، ومن المناطق الأستوائية إلى تلك القطبية . والأشنيات تمثل الكساء الخضري غالبا في بعض المناطق ، مثل الجبال فوق خط الأشجار أو في المناطق الشمالية مثل جرين لاند ، أيسلندا ، وألاسكا . وتغيب الأشنيات بصورة واضحة من الكساء الخضري داخل وحول المدن الكبرى بسبب عدم مقدرتها على مواجهة تلوث الهواء . وهي حساسة بصفة خاصة لثاني أكسيد الكبريت والفلورين ، اللذان يعتبران من مواد التلوث الشهيرة .

والأشنيات تعتبر هامة للإنسان بطرق مختلفة . ففي المناطق القطبية وبصورة أقل في المناطق تحت القطبية ، تحصد الأشنيات وتقدم كغذا للغزلان القطبية . كما أستخدم أناس مختلفون الأشنيات كغذاء . فمثلا ، أعد سكان أيسلندا الحساء ، الحلوى ، والخبز من الأشنيات . وقد أعتقد أن «المن manna» المشار إليه في الأنجيل (والقرآن) هو *lecanora esculenta* ، وهو أشن ينمو على جبال فلسطين ويمكن أن يتفكك ويتحرك إلى الأراضي المنبسطة (السهول) . ولا تزال القبائل الصحراوية تأكل هذا الأشن ، حيث يجفف ويخلط مع الطحين الجاف لعمل الدقيق . ومن الوسائل الهامة لإستخدام الأشنيات هي إعداد صبغات الملابس ذات الألوان الصفراء ، الزرقاء ، الحمراء ، أو البنية . كما إستخدمت الأشنيات أيضا كمصدر للأدوية ، السموم ، مساحيق التجميل ، العطور ، والزيوت الضرورية بواسطة أناس مختلفون (Perez-Llano, 1948) . وضيفة الدليل المستخدمة في تحضير أوراق ترشيح ليطماس تشتق من أشن .

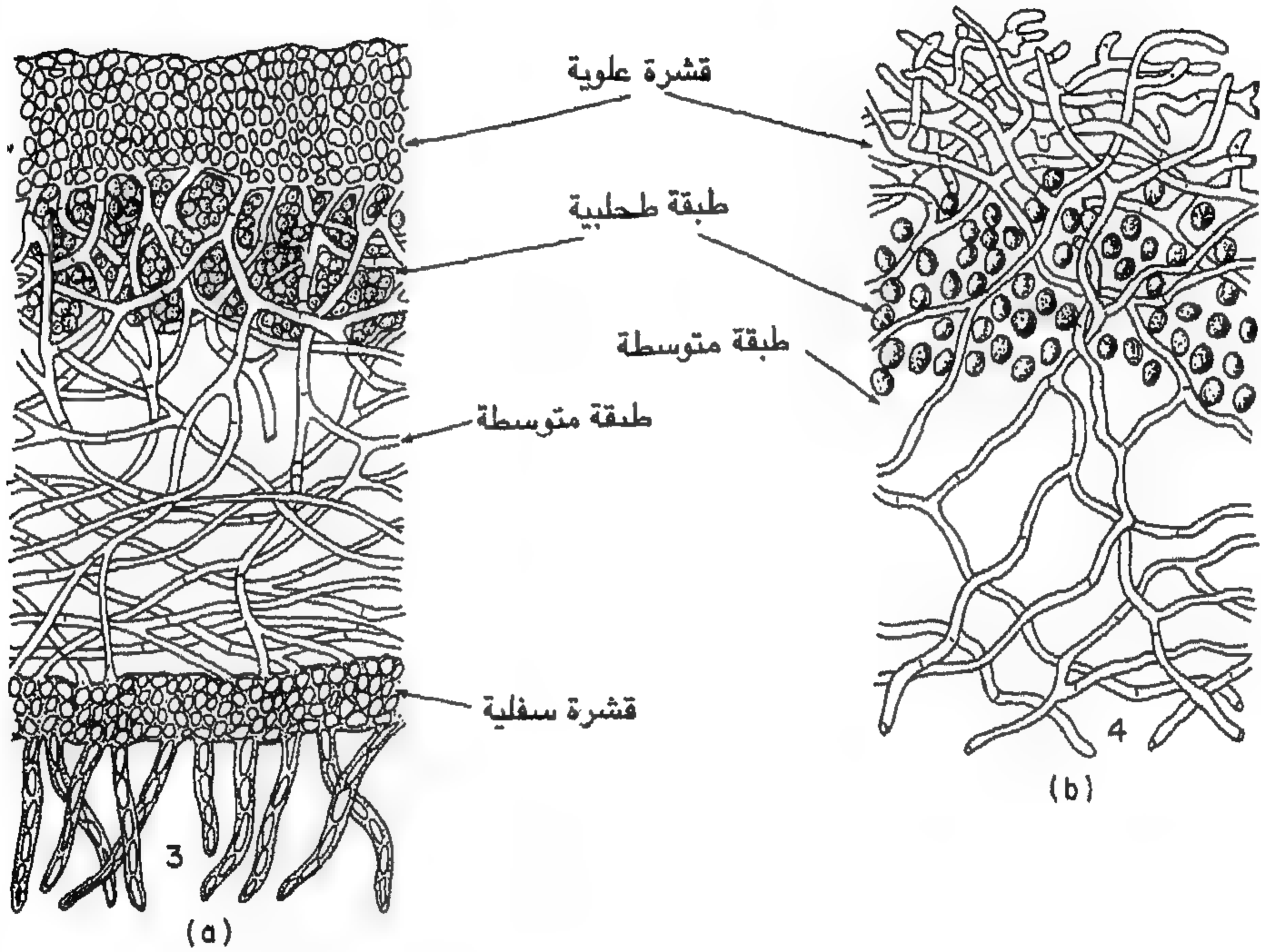
حياة المتكافل Biology of the Symbiont

فى العادة يكون الفرد السائد فى التكافل الأشنى هو الفطر ، الذى يتحكم فى الشكل الخارجى الذى سيأخذه الأشن (وهذا يعنى أن الأشنيات المتكونة من نوع فطرى واحد وأنواع طحلبية مختلفة سيكون لها نفس الشكل) . وفى بعض الأشنيات تنعكس الحالة ويحدد الطحلب الشكل النهائى . فقد يكون الثالوس بشكل ورقة النبات ومسطح فوق الطبقة التحتية (ورقى foliose) ، قشرى الشكل ومسطح على الطبقة التحتية (قشرى crustose) ، أو قائم ومتفرع أو متدلى (شجيرى fruticose) (شكلى ١٢٥ ، ١٢٧) . ويتكون الأشن من أنسجة تماثل بصفة عامة تلك التى وصفت فى الفصول ١ ، ٤ ، ٥ الجزء الأول . وأكثر هذه الأنسجة تميزا هو ذلك المحتوى على هيفات متفرعة مفككة الحياكة وتكون تركيبا بشكل الشبكة . والخلايا الطحلبية يمكن أن تتوزع بين الهيفات ، أو فى أغلب الأحيان ، تحدث فى طبقة رقيقة . ومن الناحية التشريحية ، تكون أكثر الأشنيات تعقيدا هى بعض الأشنيات الورقية ، التى تتعضى تماما إلى الطبقات التالية (من القمة إلى القاع) : (١) قشرة علوية بشكل البشرة من نسيج بارنشيمى كاذب ، (٢) طبقة طحلبية رقيقة عادة حيث يتم اختراق خلايا الطحلب بواسطة الممصات الفطرية ، (٣) طبقة متوسطة من هيفات محاكة بتفكك ، (٤) قشرة سفلية . والثالوسات القشرية لا تنقسم إلى مثل هذا العدد الكبير من الطبقات ، فهى لا تحتوى على القشرة السفلية ، وبعض الأفراد البسيطة إستثنائيا تتكون فقط من طبقة فردية متجانسة تحتوى على الهيفات والخلايا الطحلبية (شكل ١٢٦) . وتتكون الأشكال الشجيرية من نسيج وسطى يحاط بقشرة كاذبة . تتوزع الخلايا الطحلبية فى النسيج الوسطى إما مبعثرة أو فى تجمعات (شكل ١٢٧) .



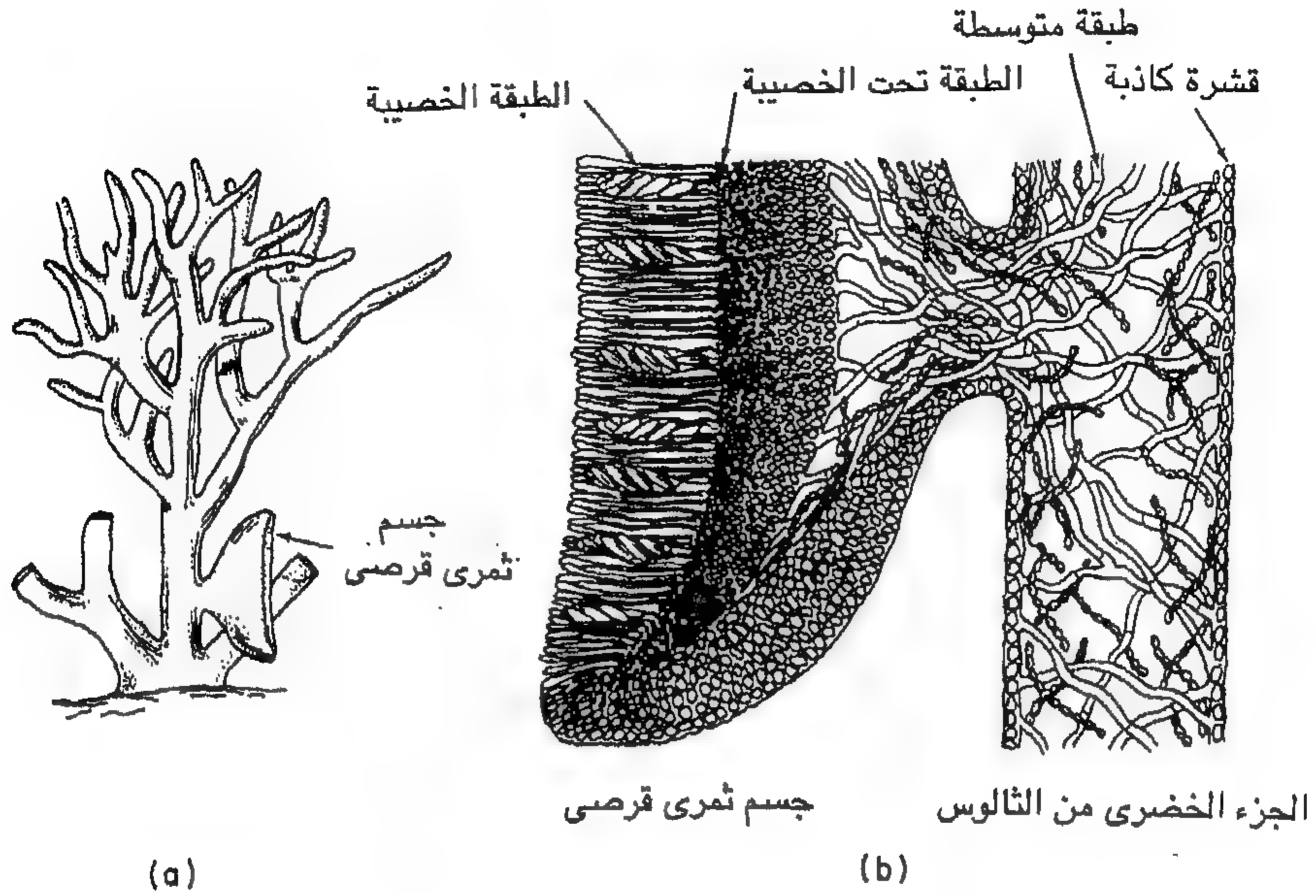
شكل (١٢٥) : (a) نموذج لأشن ورقى ، *Parmelia caperata* . X ١ تقريباً ؛ (b) نموذج لأشن قشرى ، *Diploschistes scrupasus* . X ٥٠ تقريباً .

والثقوب التى تسمح بتبادل الهواء قد تكون موجودة على السطح السفلى . وتشمل التحورات الأخرى بالثالوس حراشيفا ضعيفة الاتصال ، نموات خارجية عويمدية (إسديات isidia) ، جيوبا حيث يوجد الطحلب فقط ، والسوريديات soridia (تراكيب محددة تتكون من قليل من الخلايا الطحلبية تحاط بالهيفات)



شكل (١٢٦) : قطاع طولى خلال الثالوس الخضري لأشن ورقى (a) وأشن قشرى (b) قارن مع الأشن الشجيرى فى شكل (١٢٧) .

ويحدث التكاثر بالطرق اللاجنسية أو الجنسية . ويحدث التكاثر اللاجنسى بواسطة تجزئة الثالوس وهو عادة يحدث بانفصال الإسديات العويمدية ، والتى يبدو أنها تحور لأجل التكاثر اللاجنسى . والسوريديات أيضا يمكن أن تنزع

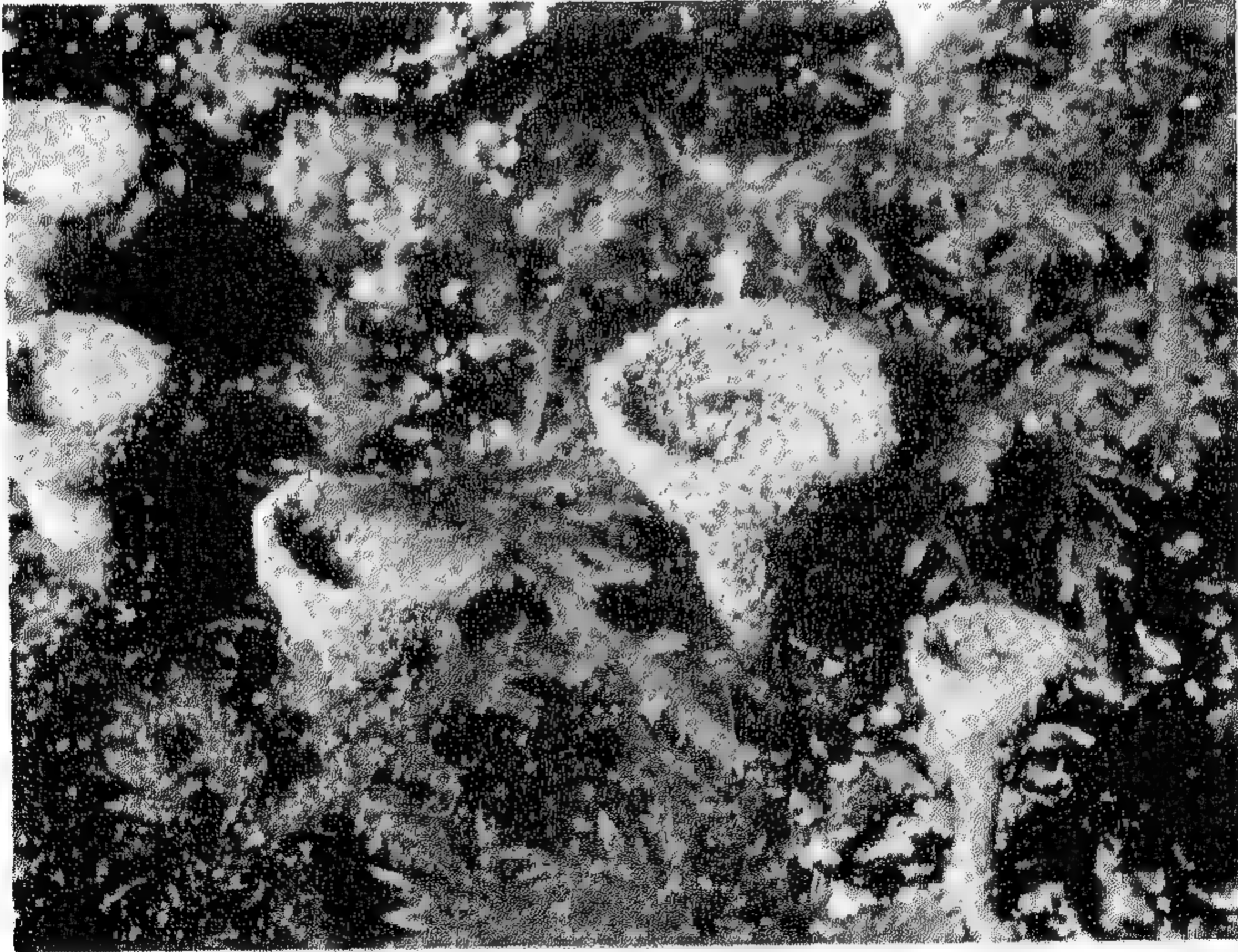


شكل (١٢٧) : أشن شجيرى : (a) طبيعة الثالوس ، (b) مقطع خلال ثالوس يوضح جزءا من جسم ثمرى قرصى جهة اليسار وجزء خضرى جهة اليمين .

وتنتشر بطريقة تماثل الجراثيم ثم تنمو بعد ذلك إلى ثالوس جديد . ويمكن إكثار الفطر لاجنسيا أيضا بواسطة الكونيديات المتكونة فى أوعية بكنيدية . وحيث أن غالبية الفطريات الديتيرية (الناقصة) تتبع الفطريات الأسكية ، فإن تراكيب التكاثر الجنسى عادة تكون ثمارا أسكية شكل (١٢٧ ، ١٢٨) . تتكون الجراثيم الأسكية فى أكياس أسكية ثم تنطلق . ورغم أن الحالات المباشرة مفتقرة ، فقد افترض أن الميسليوم الناتج من إنبات الجراثيم الكونيدية أو الجراثيم الأسكية يتصل بطحلب مناسب ويعيد بناء العلاقة الأشنية .

ويلائم نمو الأشنيات عموما توفر فترات من الرطوبة العالية ، الحرارة

المنخفضة ، وشدة إضاءة منخفضة . ومن هؤلاء ، تعتبر الرطوبة أكبر عامل مؤثر لأن الأشنيات ظاهريا لا تملك ميكانيكيات خاصة لإمتصاص أو إنتقال الماء . وفيما يتعلق بالماء ، فإن الأشنيات تسلك كثيرا مسلك الآجار أو الجلاتين ، إذ تمتص الماء سريعا عندما يكون متاحا (يصل أحيانا إلى ١٠٠ ٪ - ٣٠٠ ٪ من وزنها الجاف) (Smith, 1962) . ويلائم كل من التنفس والتخليق الضوئى توفر المحتوى الأمثل من الماء فى الثالوس ؛ وهما يتناقضان بالجفاف وأحيانا بالتشبع الزائد . والرطوبة فى صورة الضباب بصفة خاصة تلائم نمو الأشن لأنها تمده باللازم من الرطوبة وفى نفس الوقت تسمح للتخليق الضوئى بأن يأخذ محله عند الحد الأمثل من الضوء ذو الشدة المنخفضة . والرطوبة المتاحة هى العامل الحرج المحدد لتوزيع الأشن فى الطبيعة .



شكل (١٢٨) : ثمار أسكية قرصية الأشن «كأس الجان» *Cladonia* sp. .

وتنمو الأشنيات ببطء شديد ، ويرجع ذلك جزئيا بسبب تعرضها لظروف النمو المثلى لمدة ساعات قليلة فقط فى الصباح عندما لا تزال الرطوبة كافية من الضباب ، الندى ، أو الثلج حديث الأنصهار مما يسمح بحدوث التخليق الضوئى بمعدله الأمثل . ومتوسط الزيادة السنوية لأشنيات كثيرة تكون أقل من ١ ملليمتر ، وأكبر زيادة عرفت هى ٤ سم / سنة . وتصل الأشنيات طور النضج وتنتج الثمار الأسكية ما بين ٤ ، ٨ سنوات من عمرها . ويقاس طول عمر الأشنيات غالبا بعشرات أو مئات السنين . وقد قدر عمر بعض الأشنيات فى المساحات القطبية الألبينية لأن يكون بين ١٠٠٠ ، ٤٥٠٠ سنة . ويمكن أن يعزى طول العمر هذا جزئيا إلى مقدرة الأشنيات على البقاء فترات طويلة فى الجفاف (تصل إلى ٢ - ٣ شهور) دون أن تضار .

والدراسات الفسيولوجية حول تراكم الأشن فى مزرعة مفيد ولكن من الصعب الإستنتاج منه طول المدد الزمنية لأن المصاحبة الأشنية تميل لأن تتحطم تحت الظروف زائدة الرطوبة ، والمواد الغذائية المنتشرة فى المزرعة . ومن الأجدى دراسة فسيولوجيا الشريكين الفطرى و الطحلبى منفصلين لفهم المشاركة الأشنية بصورة أفضل . ولكى نجرى مثل هذه الدراسة ، فمن الضرورى فصل المكونين عن بعضهما وزراعة كل منهما دون أعتماده على الآخر .

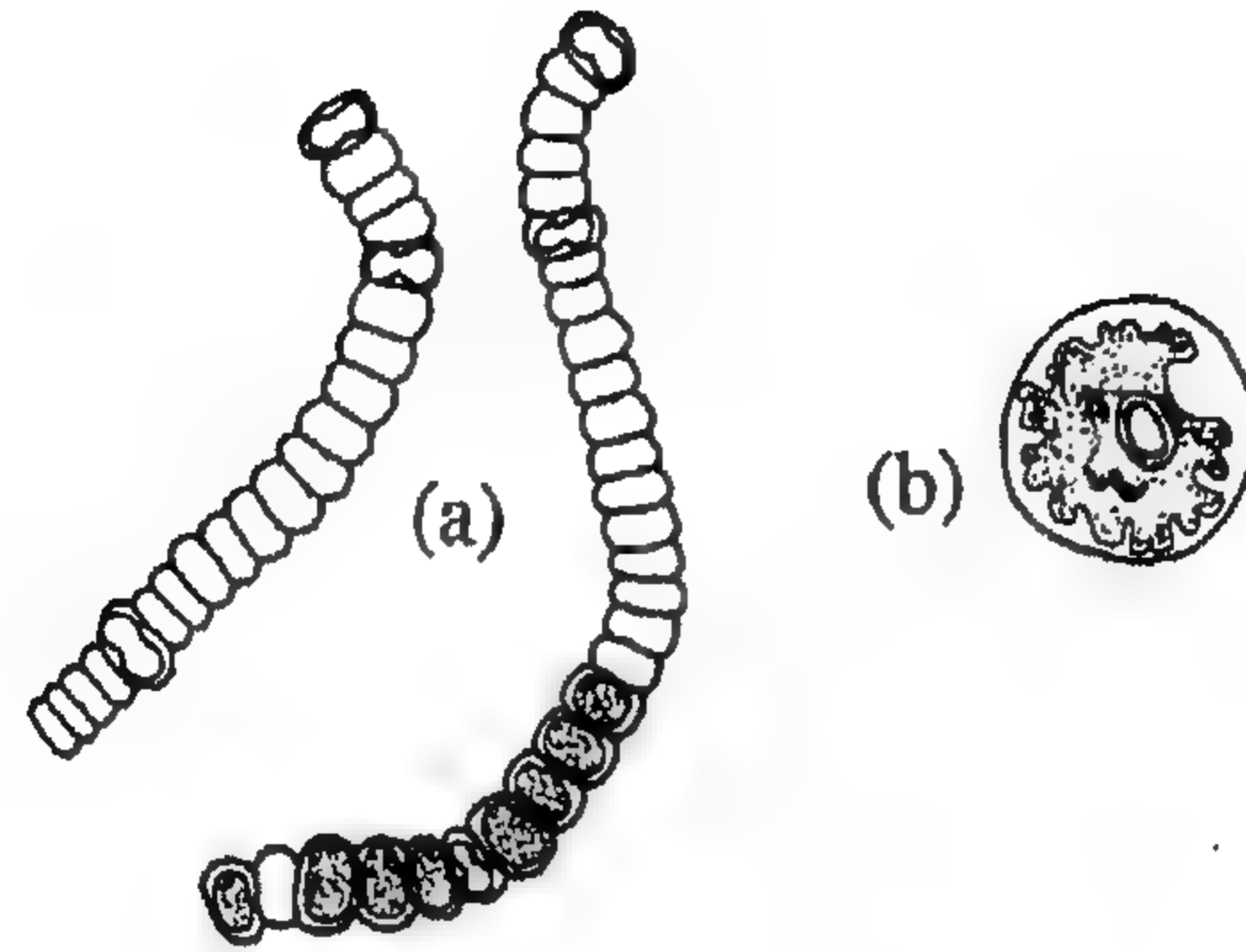
ويمكن عزل المكون الطحلبى بغسل ثالوس الأشن أولا فى ماء صنبور جارى لمدة ١٥ دقيقة ، ثم تمشيط الثالوس وفصل الخلايا الطحلبية بالهيفات المتصلة بها بواسطة ماصة ميكرومترية معقمة تحت الميكروسكوب . (تؤدى هذه التقنية إلى إمكانية زراعة ملوث إنتقالى) . تمرر الخلايا الطحلبية بعد ذلك فى أربع أو خمس قطرات من الماء المعقم ثم توضع على بيئة مائلة من معدن غير عضوى صلب ، ثم

تحضن فى الضوء . ولن ينمو الفطر تحت مثل هذه الظروف . وتوجد طريقة أبسط ولكنها مؤكدة تتضمن تقشير قشرة الأشن ، تجزئة الباقي من الثالوس ، ثم تحضين جزء على البيئة المعرضة للضوء . وإذا أستخدمت هذه الطريقة الثانية ، فالواضح أن الخلايا الطحلبية الغريبة سوف تزرع ؛ ويمكن تمييز الشريك الطحلبى بالمقارنة مع تحضير ميكروسكوبى محمل من الأشن ثم التنقية بتكرار الزراعة (Ahmadjian, 1967 b) . ويمكن عزل الشريك الفطرى بإستخدام تقنيات علم الفطر القياسية . وحيث وجد أن معظم الفطريات الأشنية من الأسكية ، فيمكن تحسين فرصة أنطلاق الجراثيم بإعداد طبق بترى به بيئة آجار ٢ ٪ ، ونقع الثمار الأسكية فى ماء بارد لمدة ١٥ دقيقة ، ثم ملامسة الثمرة الأسكية المقلوبة للسطح الداخلى لغطاء طبق بترى المحتوى على جيلتين بترولى مع الهز الخفيف . وعند جفاف الأشن الرطب ، ستتطلق أعداد كبيرة من الجراثيم على سطح الآجار . وبعد الإنبات ، ينقل جزء من الآجار الذى يحمل الميسليوم إلى بيئة مغذية (مثل بيئة آجار خميرة المولت) للزراعات الأخرى (Ahmadjian, 1967 a) .

مكونات المتكافل The Components of The Symbiont

الشريك الطحلبى The Algal Partner : يوجد على الأقل ٢٦ جنسا طحلبيا هى أفراد المرافقة الأشنية . وهذه تشمل ثمانية من الطحالب الخضراء المزرقة وجنس واحد من الطحالب الخضراء المصفرة ؛ أما الباقية فتتبع الطحالب الخضراء . وطحلب نوستوك *Nostoc* هو الطحلب الأخضر المزرق الأكثر انتشارا فى الأشنيات ، بينما يوجد الطحلب الأخضر ترييوكسيا *Trebouxia* فى ٧٥ ٪ أو أكثر من أشنيات المناطق المعتدلة (شكل ١٢٩) (Ahmadjian, 1966 a, 1966 b) .

وجميع الطحالب التي تشارك في الأشنيات قادرة على الظهور منفصلة في الطبيعة .



شكل (١٢٩) : الطحالب الشائعة كشركاء في الأشنيات (a) نوستوك ؛ (b) تريبوكسيا .

وقد أجريت دراسات تغذية وفسولوجية عديدة على الطحالب (في أغلب الأحيان على تريبوكسيا) في المزرعة النقية . وقد أعطت غالبية العزلات نموا جيدا على بيئة يضاف إليها كربوهيدرات أو نيتروجين عضوي ، واستطاع البعض من النمو غير ذاتي التغذية في الظلام عند إضافة هذه المواد الغذائية . والواضح أن الطحالب لا تحتاج إلى مصدر خارجي للفتيامينات وهي بطيئة النمو جدا . ومعدل نموها البطيء يمكن جزئيا أن يفسر معدل النمو البطيء للأشن ككل .

والأشنيات التي يكون فيها طحلب نوستوك هو الشريك يمكنها تثبيت نيتروجين الهواء الجوي . وطحلب نوستوك المعزول لا يفرز فقط كميات كبيرة من المركبات النيتروجينية في بيئة المزرعة ، ولكنه أيضا يفرز عديدات تسكر وفتيامينات (بيوتين ، ثيامين ، ريبوفلافين ، وحمض نيكوتينيك) .

الشريك الفطرى **The Fungal Partner** : ليس من المعروف إذا كان الشركاء من الفطر ذوى قدرة بقاء مستقلة فى الطبيعة ، رغم أنه يبدو أن كلا الطورين الميسليومى الرمى والكامل الغير أشنى يجب حدوثهما . ومعظم الفطريات الأشنية أفرادا من الفطريات الأسكية ، بينما القليل الباقى يتبع الفطريات البازيدية أو الديتيرية . ومن الناحية التقسيمية ، فإن الفطريات الأشنية تنتشر بإتساع فى الفطريات الأسكية ، وأن العديد من هذه الفطريات يمكن أن تكون أشنيات . والفطريات الأشنية والغير أشنية يمكن أن توجد فى نفس الرتبة . فمثلا ، معظم أفراد رتبة دوثيديالات (من الفطريات الأسكية المسكنية) هى غير أشنية ولكن البعض منها يمكن أن يشترك فى تكوين أشن . وبالمقارنة ، فرتبتي كاليكالات ، ليكانورالات التابعتين للفطريات الأسكية القرصية يضمّان فطريات أشنية بالكامل تقريبا . وعند الفصل ، فإن الفطر يحتفظ بالاسم العلمى للأشن .

ومثل الطحلب والأشن المتكون ، تنمو الفطريات ببطء شديد فى المزرعة ويمكن أن تصل إلى حجم ١ أو ٢ ملليمتر فقط خلال عام بأكمله . وجميع الفطريات تعتمد إما كليا أو جزئيا على مصدر خارجى للثيامين و / أو البيوتين ، وبصورة أقل ، للفيتامينات الأخرى . والطور الكامل الغير أشنى للفطر *Cladonia cristatella* قد حصل عليه فى مزرعة (Ahmadjian, 1966 c) .

إعادة تخليق الأشن من الشريكين

Resynthesis of The Lichen From Partners

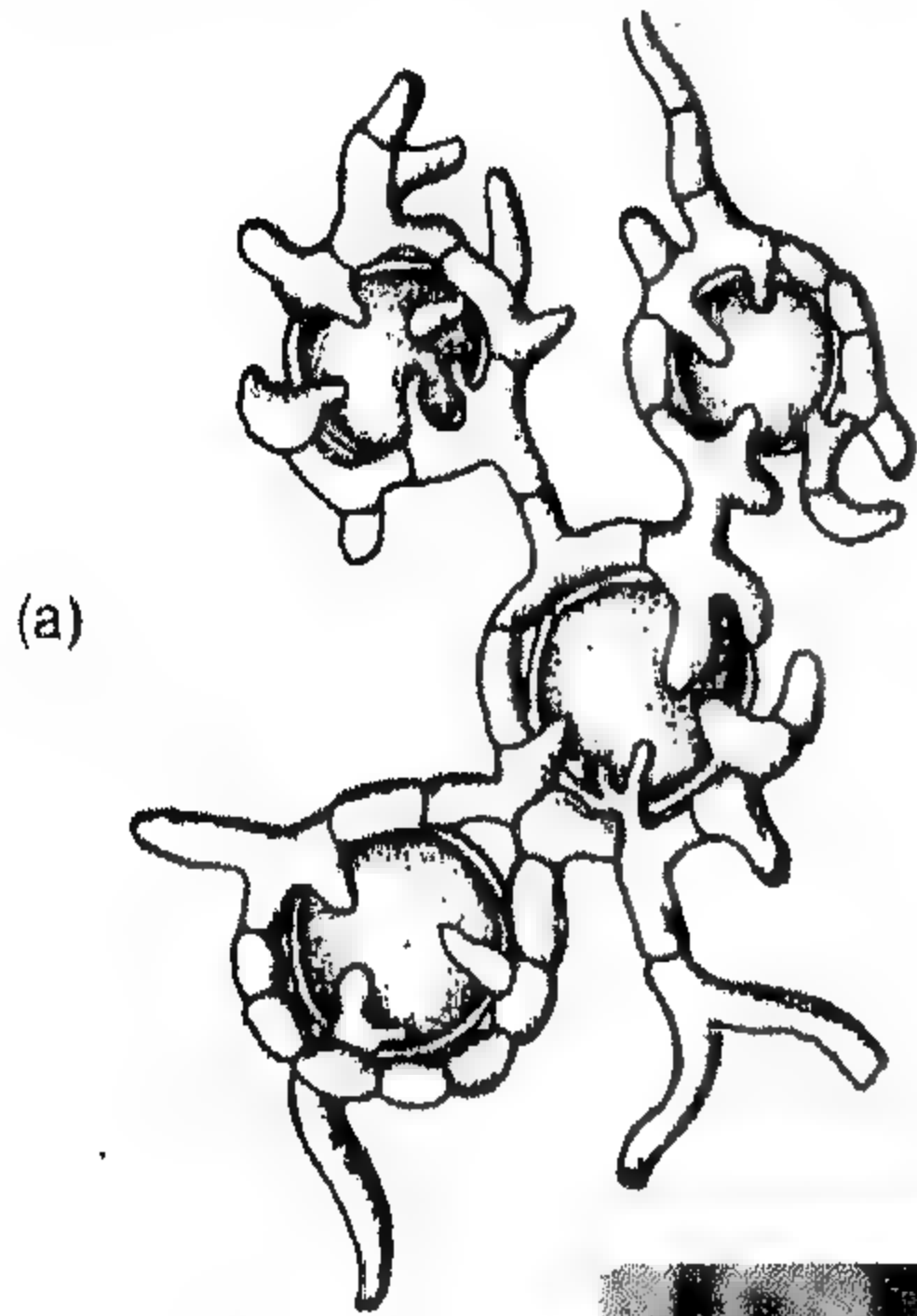
لقيت محاولات إعادة تخليق الأشن من الشريكين المنفصلين نجاحا محدودا . وتعتبر هذه الدراسات أساسا قيمة في الإشارة إلى الظروف الأكثر ملائمة لإعادة تخليق الأشن ، وبذلك تعطى علامات إضافية عن حياتها . والمصاحبة الأشنية يمكن أن تتأسس فقط إذا كانت ظروف النمو غير ملائمة للنمو المستقل لكل من الشريكين . فعلى سبيل المثال ، إعادة تخليق ثالوس الأشن بواسطة *Endocarpon pusillum* حصل عليها فقط على تربة عرضت لتبادل فترات جفاف وترطيب وأيضا إضاءة وإظلام . كما تطلب أيضا توفير مستويات غذائية منخفضة . وأكثر الظروف المؤثرة والمناسبة لإعادة التخليق بواسطة *E. pusillum* كانت التجفيف البطيء ، وهي علامة عامة تتقاسمها الأشنيات الأخرى التي أعيد تخليقها (Ahmadjian, 1973) . وتبادل الظروف البيئية ، خاصة الضوء والرطوبة ، تلائم أيضا نمو الأشن إذا حدث وتكون (Harris and kershaw, 1971; Pearson, 1970) . والأشن المتكون سوف ينفصل إلى مكونيه إذا توفرت الظروف الملائمة من الرطوبة ، الضوء ، والتغذية الكافية (وهذا يمكن أن يحدث في الطبيعة) ، أو حتى إذا كانت الظروف البيئية غير متبادلة . وتشير هذه الملاحظات إلى أن المصاحبة الأشنية هي دفع فرد يعتمد على ظروف معاكسة لبقائه .

Nature of The Interaction طبعة التداخل

إن العلاقات الفسيولوجية للشريكين فى المصاحبة الأثنىة هى حالة تبادل نفع . والصورة الأكثر انتشارا أن الطحلب الذى يقوم بالتخلق الضوئى يعطى مادة عضوية لكلا الشريكين ، وأن الفطر يحمى الطحلب من الجفاف ، الموجات الضوئية العالية ، والضرر ، كما يمدّه بالماء والمعادن . وهذا التوضيح يمكن أن يعبر عنه إما (١) تطفل محكم ، إذا كان الطحلب يعتمد على نفسه ولا يعتمد على "الفوائد" التى تنتج عن المشاركة ، أو (٢) علاقة يحصل فيها الطحلب على شىء لا يمكنه تحقيقه إذا عاش بمفرده فى الصورة الحرة . هذا التوضيح الواسع قد دعم تجريبيا جزئيا فقط ، وأكثر من ذلك ، فلا يمكن الافتراض بأن جميع العلاقات الأثنىة تكون متشابهة فى المظهر حيث يدخل فيها عديد من الطحالب والفطريات المختلفة . ونعرض فيما يلى بعض النقاط المتخصصة التى يمكن أن تساعد فى توضيح طبيعة التداخل .

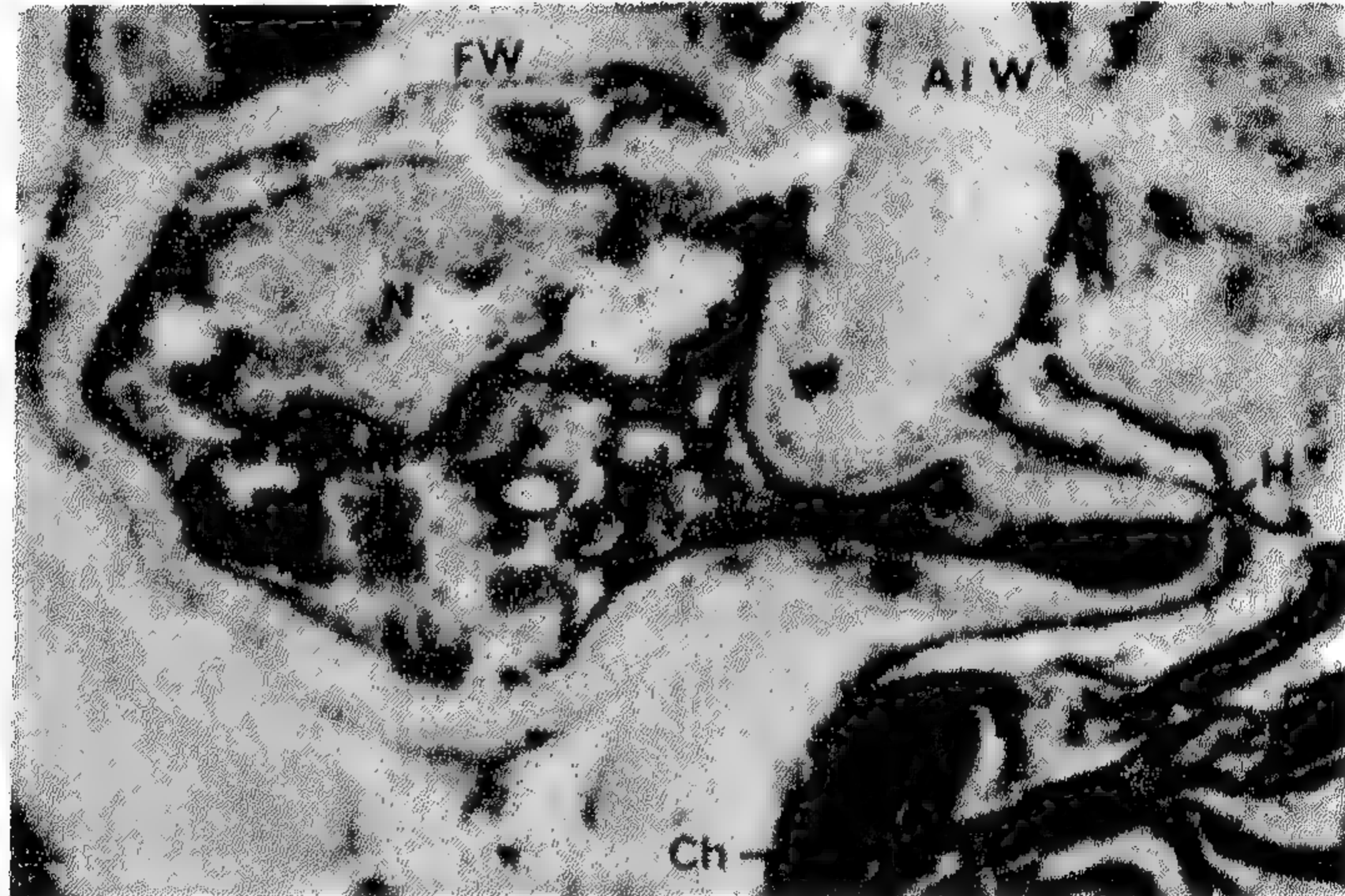
Possible Advantages for the Fungal **الفوائد المتاحة للشريك الفطري**

Partner : أصبح جليا الآن أن الفطر يستفيد غذائيا من الطحلب فى العلاقة الأشنية (شكل ١٣٠) . وفى المزرعة ، ينتج الطحلب فيتامينات زائدة تعوض نقص الفيتامينات فى الفطر المزروع ، مما أدى إلى الاقتراح بأن الطحلب يمد الفطر بعوامل نمو ضرورية فى الأشن . وبالإضافة إلى ذلك ، يعتبر إفراز المركبات النيتروجينية بواسطة بعض الشركاء الطحالب المثبتين للنيتروجين مفيدا للفطر بطريقة مشابهة .



شكل (١٢٠) : ممصات الشريك الفطري تخترق الخلايا الطحلبية : (a) كما تشاهد بالميكروسكوب الضوئي : (b) كما تشاهد بالميكروسكوب الاليكترونى . مفتاح : AIW تشير إلى جدار خلية الطحلب ؛ FW تشير إلى جدار خلية الفطر ؛ N تشير إلى نواة الخلية الفطرية ؛ H تشير إلى ممص ؛ Ch تشير إلى بلاستييدة خضراء فى الخلية الطحلبية . الأشن فى (b) هو *Cladonia cristatella* × ١٧٠٠٠ .

(b)



والمركبات الكربونية المصنعة بواسطة الشريك الطحلبى أثناء التخليق الضوئى تتحرك إلى داخل الأنسجة المتوسطة فى الأشن حيث يتم امتصاصها بواسطة الفطر . ويمكن إثبات ذلك تجريبيا بتحضير أقراص أشن فى بيئة تحتوى على نظير كربونى مشع C^{14} . ومن الواضح أن الكربوهيدرات المنتجة بواسطة الطحالب فى عملية التخليق الضوئى ستكون زائدة عن الكمية التى تحتاجها ، ولكنها لا تستطيع استعمال هذا الفائض من الغذاء للتكاثر أو النمو الإضافى كما ستفعل إذا عاشت فى الحالة الحرة .

وانسياب الغذاء من الطحلب إلى الفطر يمكن رؤيته حيث أن خلايا الطحلب قدر أنها تحتل فقط ٣ ٪ إلى ١٠ ٪ من الكتلة الكلية للأشن بالوزن ، ولكنها لا تزال تمد الكربوهيدرات إلى الأشن بأكمله . ومن المحتمل أن ٧٠ ٪ إلى ٨٠ ٪ من الكربون المثبت بواسطة طحلب نوستوك أو طحلب تريبيوكسيا قد مضى إلى الفطر (Farrar, 1976) . ويبلغ انسياب المواد الغذائية إلى داخل الفطر أقصى مداه عندما يكون الثالوس مشبعاً بالرطوبة ومعرضاً للضوء . وبالعكس ، يمكن تثبيط النشاط الفطرى بواسطة مستويات الرطوبة المنخفضة سواء فى الضوء أو الظلام ، وتحت هذه الظروف ينساب قليل من الكربوهيدرات إلى داخل الفطر (Harris and Kershaw, 1971) .

الفوائد المتاحة للشريك الطحلبى Possible Advantages for the Algal Partner

ليس من السهولة بمكان تقدير الأفضليات الممكنة للطحلب فى العلاقة الأشنية . فالتحالب يمكن أن تكون خاسرة حيث أنها لا تستطيع النمو والتكاثر بمعدلاتها القصوى لأنها ليست قادرة على استهلاك جميع المواد الكربوهيدراتية التى تنتجها . والطحالب تحتفظ بكل أو معظم المواد الكربوهيدراتية التى تنتجها فقط عندما تكون مستويات الماء منخفضة (وبذلك يثبط النشاط الفطرى) وأن يكون الضوء موجوداً لدرجة أن نواتج التخليق الضوئى يمكن أن تنتج . ومثل هذه الظروف يمكن أن تحدد الفترات الأساسية التى خلالها يستطيع تخزين نواتج التخليق الضوئى وربما ينمو (Harris and Kreshaw, 1971) .

ومن المظاهر الهامة التى أعطيت بواسطة Ahmadjian (1966 b) ؛ أن تريبيوكسيا - أشهر شريك طحلبى - نادراً ما يوجد فى حالة معيشة حرة فى

الطبيعة . ومع ذلك ، فإن الطحلب *Pleurococcus vulgaris* - أكثر الطحالب التي تعيش حرة انتشارا - لم يوجد مطلقا كفرد مصاحب فى أشن . وقد يكون ذلك لأن *P. vulgaris* (وطحالب عديدة أخرى) لا يمكنها البقاء مع اتصال تطفلى أشنى ، فى حين يستطيع *Trebouxia* الصمود لهذه المقابلات . ولطحلب تريبووكسيا مميزات تضعه فى موقف منافسة خاسرة فى الحالة الحرة (الموجات الضوئية المثلى منخفضة ، معدل نمو بطيء ، وتفضيله للنيتروجين العضوى) ولكنها تسمح له بالنمو القوى فى المصاحبة الأشنية . والمصاحبة الأشنية تلائم هذا الطحلب لأنه يبعد عن المنافسة مع الطحالب حرة المعيشة ويوضع فى ثقبه البيئى الخصوصى . يمكننا أن نستخلص أن المصاحبة الأشنية هى دائما مجال فائدة مشكوك فيها للمكون الطحلبى . ورغم أن الطحلب يمكنه استيطان بيئات جديدة بسبب هذه المرافقة ، فإنه يضحي بقدرته على النمو والتكاثر بمعدله الأقصى ولا يعتمد على هذه العلاقة لراحته . وربما يكون الإستثناء هو طحلب *Trebouxia* الذى لا يستطيع المنافسة الفعالة عندما يعيش حرا ، ولهذا الطحلب تكون المرافقة الأشنية ذات نفع .

الميكوريزا (الفطريات الجذرية) Mycorrhizae

المرافقة الثنائية بين جذر من النباتات الراقية وفطر لا ينتج مرضا تسمى بالميكوريزا mycorrhiza . يعيش الفطر كغازى للجذر ويشترك غذاءه منه . ولقد أصبحت حالة منفعة متبادلة لأن النبات يستفيد من هذه العلاقة . وتباينت النظريات المتعلقة بهذا التداخل من تلك التى تقول أن الفطر يعتقد أنه متطفل فى حين يأخذ النبات القليل أولا يأخذ شيئا من هذه العلاقة إلى تلك التى تقول أن كلا الشريكين يستفيد من الصحبة . وتشير الحالات الحديثة إلى أن الفطريات

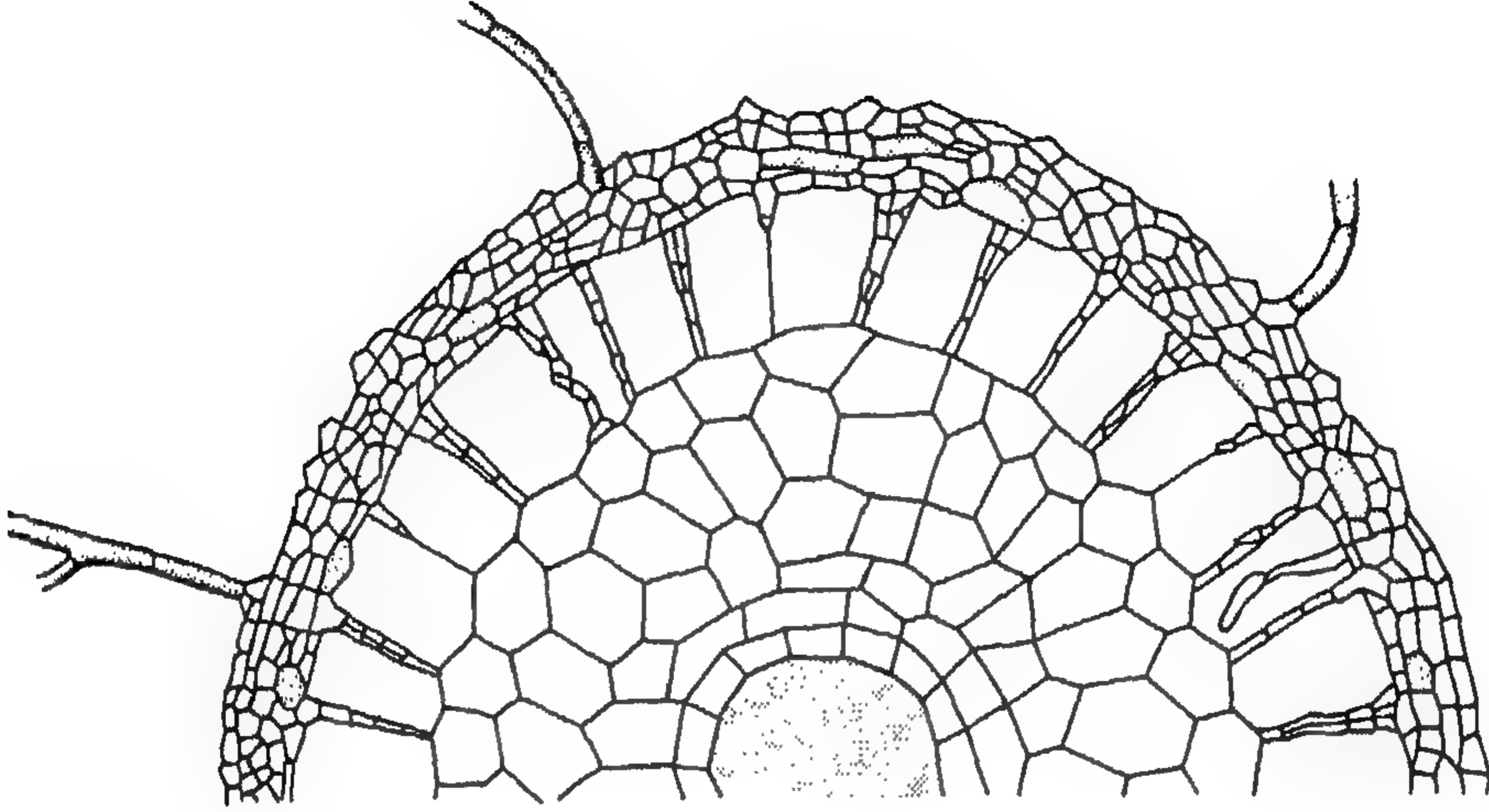
الميكوريزية تكون غالبا مفيدة لنباتاتها المرافقة ، وبصورة خاصة تحت بعض الظروف السائدة الشائعة ، وأنها نادرا تكون متطفلة عندما ينقلب التوازن الطبيعى . وتشكل الميكوريزا مجموعة مستقلة يمكن عمل تعميمات قليلة لها آخذين فى الاعتبار فسيولوجية المجموعة ككل ، خاصة وأن العلاقة قد تختلف حسب الظروف السائدة أو حسب مصاحبة الفطر للنبات .

ويمكن تقسيم الميكوريزا إلى طرازين كبيرين : (١) الميكوريزا الخارجية ectomycorrhizae حيث يوجد الفطر خارج خلايا العائل فقط ، (٢) الميكوريزا الداخلية endomycorrhizae حيث يوجد الفطر بأكمله داخل خلايا العائل . كما يظهر طراز ثالث وسطى أيضا ، ولكن مصاحبات ميكوريزية قليلة من هذا الطراز هى التى توجد ويعرف القليل جدا نسبيا عن حيويتها . وسيناقش فيما يلى الميكوريزا الخارجية والميكوريزا الداخلية .

الميكوريزا الخارجية Ectomycorrhizae

الميكوريزا الخارجية هى تلك التى يكون فيها الفطر غمدا خارجيا من بارنشيمة كاذبة يبلغ سمكها حوالى ٤٠ ميكرونا وتكون ما يصل إلى ٤٠ ٪ من الوزن الجاف الكلى للعضو . ويخترق الفطر غالبا بين خلايا البشرة والخلايا القليلة الخارجية من القشرة ، مكونا شبكة من الهيفات بين الخلايا (شكل ١٣١) .

نباتات الميكوريزا الخارجية The Ectomycorrhizal Plants . تكثر الميكوريزا الخارجية فى أشجار الغابات فى المنطقة المعتدلة ، حيث تكون شائعة على الجذور فى الطبقة الدوبالية عنها فى الأعماق الأكبر وهذه المرافقة بين الفطر والجذر تتأسس على الجذور الثانوية نشطة النمو . وبعض أشجار الغابات تكون مكونات



شكل (١٣١) : قطاع عرضى فى ميكوريزا خارجية ، يوضح الغمد الفطرى والهيفات بين الخلايا .

إجبارية للميكوريزا الخارجية وسوف تفشل فى النمو عند غياب فطريات الميكوريزا : وهى تشمل أنواعا من الصنوبر ، البلوط ، والخوخ . وأشجار أخرى تكون مكونات اختيارية للميكوريزا الخارجية : وهذه يمكنها أن تنمو طبيعيا حتى عند غياب الفطريات الميكوريزية ؛ رغم أنها تكون ميكوريزا خارجية إذا وجدت الفطريات . وتشمل الأشجار الاختيارية للميكوريزا الخارجية أنواعا من المخروطيات والصفصاف والدردار والى تعتبر من الغازيات الأول للأراضى المتروكة ، والرائدة فى تعاقب الغابات . وعندما تزحف إلى الأراضى المتروكة ، تستطيع أنواع النباتات الاختيارية للميكوريزا الخارجية أن تنمو وتبقى فى غياب

الكساء الفطرى الميكوريزى المؤسس . وعندما تنمو هذه النباتات ، تجد فطريات الميكوريزا فى النهاية طريقها إليها ، ومؤخرا تستطيع أنواع النباتات الاجبارية للميكوريزا الخارجية أن تؤسس نفسها فى النهاية (Meyer, 1973) . وفى بعض الأحيان يكون مستحبا أن تؤسس أشجارا فى مواقع غير مناسبة مثل الأراضى المهمله أو فى الأماكن التى يوجد بها إهمال وهدم كثيرين بسبب إنشاء الطرق . فإما أن تزرع أنواع النباتات الاختيارية للميكوريزا الخارجية أو تزرع شتلات أشجار نامية مع ميكوريزا خارجية فى مثل هذه الأماكن فستكون ناجحة .

فطريات الميكوريزا الخارجية The Ectomycorrhizal Fungi : إن الفطريات

التي تكون ميكوريزا خارجية هى عادة أفراد من الفطريات البازيدية ، وخاصة أفراد الأجاريكالات ، والفطريات البازيدية المعدية . كما أن بعض أفراد الفطريات الأسكية فى رتبتي يوروشياتل و تيوبيرالات تكون أيضا ميكوريزا خارجية . وتوجد الثمار الجرثومية لفطريات معينة بكثرة تحت أشجار من نوع نباتى محدد ، ويفترض غالبا أنها متكافلة . وتتضمن الأمثلة المصاحبة المنتظمة لفطر عيش الغراب *Lactarius delicious* مع نوع الصنوبر *Pinus pinea* ؛ وكذلك فطر من البولتيات *Suillus granulatus* وفطر عيش الغراب *Russula emetica* مع الصنوبر *Pinus pinaster* والجنس التحت أرضى *Rhizopogon* يوجد بانتظام مصاحبا للمخروطيات . ولبعض فطريات الميكوريزا الخارجية مدى عوائلى أوسع وسوف تكون علاقة تكافلية مع عديد من أجناس الأشجار العائلة أو تعيش أحيانا مترممة . والعدد الفعلى لفطريات الميكوريزا الخارجية غير معروف ، وكثير من الأنواع التى يبدو أنها تعيش كلية كمترممات يمكنها فعلا أن تكون ميكوريزا خارجية .

وفى حالات كثيرة ، تبقى الدرجة التى يعتمد فيها الفطر على العلاقة الميكوريزية الخارجية مبهمة . ومحاولات زراعة الشريك الفطرى فى الميكوريزا الخارجية تكون أحيانا غير ذات قيمة ، حيث تعنى المعيشة فى علاقة غذائية صعبة مع العائل . وبعض الفطريات تظهر أنها مكونات إجبارية للميكوريزا الخارجية ولا يمكنها التجرثم عند غياب المصاحبة الميكوريزية ؛ ولم يعرف ما إذا كانت تعيش مترمة بعيدا عن عوائلها . ووجد Melin (1953) فى دراساته المزرعية على بعض فطريات الميكوريزا الخارجية أنها لا تستطيع استهلاك كربوهيدرات معقدة مثل السليلوز أو اللجنين ولكنها تحتاج إلى كربوهيدرات ذائبة . وإضافة إلى ذلك ، تحتاج جميع هذه الفطريات إلى مصدر خارجى من الثيامين ، وبعض الفيتامينات المطلوبة الأخرى ، عوامل نمو فى إفرازات الجذور ، أو الأحماض الأمينية . ورغم أن عدم مقدرة استهلاك الكربوهيدرات المعقدة هى ظاهرة شائعة الحدوث بين مكونات الميكوريزا الخارجية ، فإن ذلك ليس عاما . وبصفة عامة ، يؤدي الاعتماد على الكربوهيدرات الذائبة إلى جعل فطريات الميكوريزا الخارجية رميات ضعيفة المنافسة فى التربة وتعتمد على السكريات فى الجذر كمصدر لغذائها . وكما سيأتى تفصيله فى الجزء المقبل ، فإن الفطريات تحصل على السكريات من الجذر .

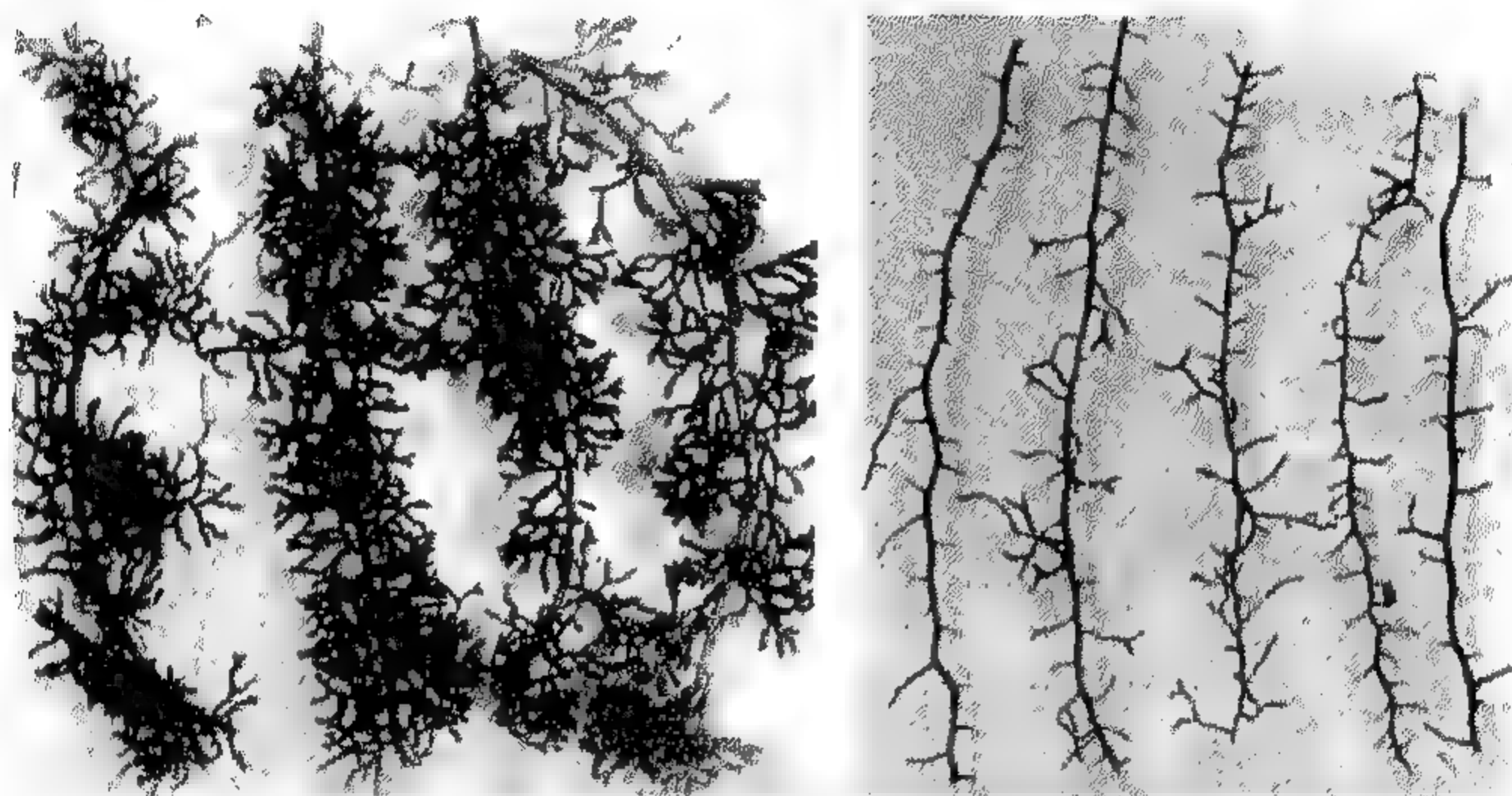
طبيعة التداخل Nature of the Interaction : تنبت بذور النباتات وتنمو لتعطى نباتا غير مصاب ، ثم تظهر الميكوريزا الخارجية بعد ذلك بعدة أسابيع . فمثلا ، تبدأ الإصابة بفطريات الميكوريزا فى الصنوبر بعد ظهور الأوراق الإبرية الأولى وتصاحب ظهور الجذور الجانبية والثانوية (Huberman, 1940) . والجذور الثانوية نشطة النمو هى فقط التى يتم غزوها بصفة عامة .

تفرز مركبات من الجذر فتشجع إنبات ونمو الفطريات بالقرب من الجذر . وهذه تشمل عامل نشط جدا ولكنه غير معرّف هو العامل M وقيتامينات B ، خاصة الثيامين (Melin, 1963) . تغزو الفطريات الجذر بالاختراق بين خلايا القشرة : ويبدو أن تغلغل الفطر لمسافة أبعد داخل الجذر يتم تثبيطه بواسطة مركبات طيارة داخلية (Melin and Krupa, 1971) .

وعندما يصبح الفطر موجودا داخل الجذر ، يفرز الفطر أنواعا من منظمات النمو ، متضمنة الأوكسينات ، السيتوكينينات ، الجبريلينات . وهذه المركبات تشبه تلك التى تتكون طبيعيا بواسطة النبات العائل والتى تنظم انقسام الخلية ، النمو ، وعمليات فسيولوجية أخرى مثل التجمع والتحكم فى نقل الغذاء . ولقد اقترح أن إفراز منظمات النمو بواسطة الفطر يكون ذو فائدة للنبات ويمكن أن يعد جزئيا على أنه مشجع للنمو وقد لوحظ ذلك فى النباتات المصاحبة للميكوريزا الخارجية (Smith, 1973) . وتوجد منظمات النمو هذه بتركيزات أعلى من الطبيعية وتؤثر على نمو الجذر . ويبقى الجذر صغيرا ويفشل فى تكوين السوبرين ، كما تفشل الشعيرات الجذرية فى النمو ، ويكون الجذر قصيرا جدا وأحيانا أعرض ، كما تتكون فروعا جانبية (شكل ١٣٢) . ويكون التفرع عادة ثنائى الشعبة فى الصنوبر بينما يكون راحيا إلى غير منتظم فى عوائل أخرى . وتظهر الدراسات التشريحية فى ميكوريزا الخوخ أن الجذر يستمر فى النمو بالرغم من اختزال المنطقة المرستيمية فى الطول ، بسبب كل من نقص فى انقسام الخلايا المرستيمية واستطالة الخلية . وتزداد المساحة السطحية للجذور الميكوريزية كما تطول فترة حياتها .

وبعد أن يصبح الفطر مؤسسا داخل الجذر ، يمكن تقدير اعتماده الغذائى على النبات وقدّر Melin and Nilsson (1957) حركة الكربوهيدرات من الجذر

إلى داخل الفطر . فقد نميا بادرات صنوبر فى جو يحتوى ثانى أكسيد كربون مشع C^{14} ووجد أن ذرات C^{14} المثبتة فى التخليق الضوئى يمكن ملاحظاتها فى المركبات العضوية التى انتقلت من الجذر إلى الغمد الفطرى . وفى الميكوريزا الخارجية عموما ، تتحول الكربوهيدرات الذائبة التى تمر من الجذر إلى الغمد الفطرى إلى عديدات تسكر غير ذائبة ومخزنة (مانيتول ، تريهالوس ، وجليكوجين)



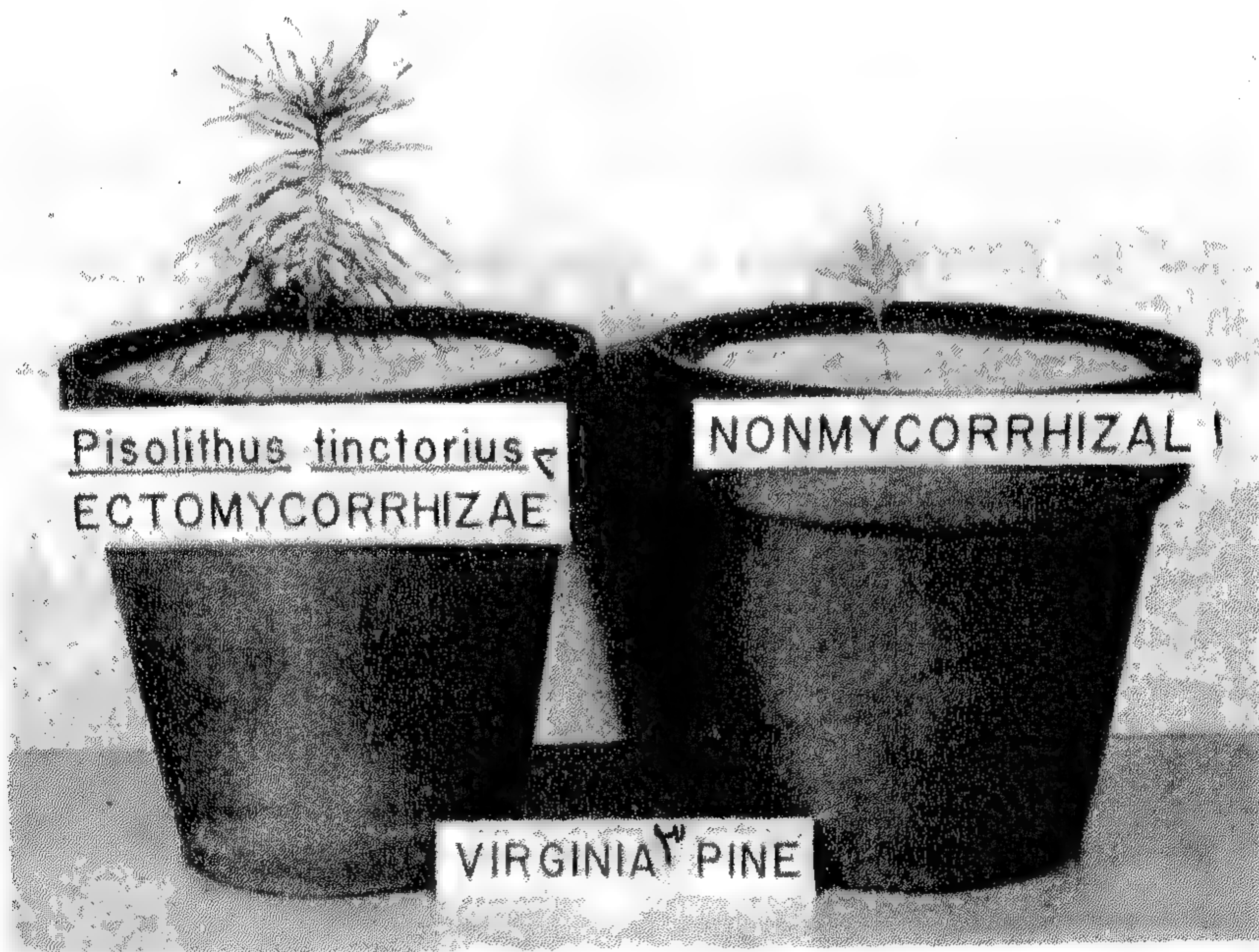
شكل (١٣٢) : جذور بادرات الصنوبر (إلى اليسار) مع (والى اليمين) بدون فطر الميكوريزا الخارجية *Pisolithus tinctorius* ، وهذه الجذور من البادرات الموضحة فى شكل ١٣٣ .

داخل الغمد . وعديدات التسكر هذه يمكن استخدامها بواسطة الفطر وليس النبات . وتساعد هذه الحالة على استمرار انسياب الكربوهيدرات إلى الجذور بإبقاء تدرج فى تركيز السكريات الذائبة فى الجذر وبوجود "انخفاض" فى الاتجاه الذى يتحرك إليه الكربوهيدرات .

وتساعد الميكوريزا الخارجية النبات على امتصاص العناصر . فالميكوريزا الخارجية لها القدرة على تجميع أيونات من محلول مخفف جدا . وتتجمع هذه الأيونات أساسا فى الغمد الفطرى بينما تمر كمية بسيطة فقط إلى داخل الجذر . فعن الفوسفات ، تبقى كمية كبيرة تصل إلى ٩٠ ٪ منها فى الغمد الفطرى ، بينما تمر ١٠ ٪ فقط إلى داخل الجذر . وكمية الفوسفات التى تمر إلى داخل الجذر تزداد عندما يحدث عجز فى الإمداد الخارجى للفوسفات Harley and McCready, 1950; Harley *et al.*, 1953) وتحت ظروف أراضى الأشجار الخشبية ، تكون سرعة امتصاص الأيونات بواسطة الميكوريزا كبيرة ، حيث تذوب الأيونات بسرعة بسبب سقوط الأمطار الموسمي ، وتمر فى الحال إلى الطبقات العميقة من التربة التى تحتوى على المعادن . وتستطيع هذه الميكوريزا الخارجية تجميع الأيونات أثناء الفترة البسيطة التى تكون فيها الأيونات زائدة الإمداد ثم تنظم مرورها إلى داخل النبات بقية العام عندما يوجد عجز فى إمداد الأيونات (Harely, 1969). وإضافة لذلك ، يتشجع امتصاص الأيونات بسبب زيادة مساحة السطح فى الجذور الميكوريزية الخارجية وبسبب إمتداد الميسليوم فى التربة .

وقد قدرت الطاقة الإمتصاصية الأعلى للجذور الميكوريزية الخارجية فى تجربة حقلية بواسطة Hatch (1937) . وضعت بعض بادرات صنوبر فى أصص بها تربة صحراوية (تفتقر إلى فطريات الميكوريزا) ، ثم قدمت الفطريات الميكوريزية فى أحد معاملاتها . فكانت النباتات المصاحبة الميكوريزا الخارجية كبيرة ولونها أخضر داكن واحتوت كميات طبيعية من الأملاح المعدنية . أما نباتات المقارنة بدون الميكوريزا الخارجية فكانت صغيرة وصفراء اللون واحتوت فقط كميات قليلة

من البوتاسيوم ، الفوسفور ، النيتروجين . وتقرر هذه التجربة أن الميكوريزا الخارجية تساعد على امتصاص الأملح المعدنية وأن الصنوبر غير قادرة على امتصاص كميات كافية من المواد الغذائية للإبقاء على النمو الطبيعي فى بعض الأراضى التى تفتقر إلى فطريات الميكوريزا الخارجية (شكل ١٣٣) . والقابلية المتزايدة لتجميع الأيونات وللنفاذية الاختيارية لها إلى النبات العائل تساعد وتشجع نمو النباتات العائلة ، وخاصة عندما تكون نامية فى تربة تنقصها المواد الغذائية بعض الشيء . ومن المحتمل أن جميع الأراضى حتى تلك الزراعية عالية الخصوبة بها نقص لبعض المواد الغذائية ، مما يجعل الميكوريزا الخارجية حتمية لمعظم نباتات أراضى الأشجار أو الغابات (Herley, 1969) .



شكل (١٣٣) : حدوث نمو تشجيعى فى بادرة صنوبر أسست علاقة ميكوريزا خارجية مع الفطر *Pisolithus tinctorius* .

وتؤثر العوامل البيئية على تأسيس علاقة الميكوريزا الخارجية . وعموما ، يلائم تكوين الميكوريزا الخارجية نقص الأيونات الغير عضوية ، خاصة النيتروجين والفوسفور . فالميكوريزا الخارجية يكثر انتشارها فى الأراضى المحتوية على كميات بسيطة من النيتروجين والفوسفور ، كما أن الزيادة فيها يمكن أن تختزل أو تمنع تكوين الميكوريزا الخارجية . وأكثر من ذلك ، تستطيع زيادة تركيز النيتروجين أو الفوسفور تحويل الجذر الميكوريزى الخارجى إلى جذر لا ميكوريزى الشكل . وتلعب شدة الإضاءة دورا هاما فى تكوين الميكوريزا الخارجية ، والتي يناسبها عموما شدة الإضاءة العالية ولا تتكون عند شدة الإضاءة المنخفضة . ومعظم المعلومات المذكورة عاليا أخذت من دراسات المعمل والصوبة (المحميات الزراعية) ، ولكن دراسات أراضى الأشجار الخشبية والخوخ تشير أيضا إلى أن العدد الأكبر من الميكوريزا الخارجية تحدث على أشجار الخوخ النامية فى المساحات المفتوحة والتي تسود فيها شدة الإضاءة العالية وفى الأراضى التي تعاني نقصا غذائيا . والطريقة التي تحدث بها ملائمة تكوين الميكوريزا الخارجية بواسطة نقص المواد الغذائية وارتفاع شدة الإضاءة غير مفهومة جيدا ، حيث أن عددا من العوامل المعقدة والمتداخلة يمكن أن تتغير بواسطة هذه الظروف . وهذه تشمل التأثيرات على نمو الجذر والذي بالتالى يؤثر على عدد الميكوريزا الخارجية المتكونة ، نرع وكمية الإفرازات الخارجية المنتجة بواسطة الجذر ، ومستويات بعض المركبات الذائبة مثل السكريات أو الأوكسينات داخل خلايا النبات (Harley, 1969) . وتأثيرات الضوء على تركيز الأوكسين يعتقد أنها هامة بصورة خاصة (Slankis, 1971) .

الميكوريزا الداخلية Endomycorrhizae

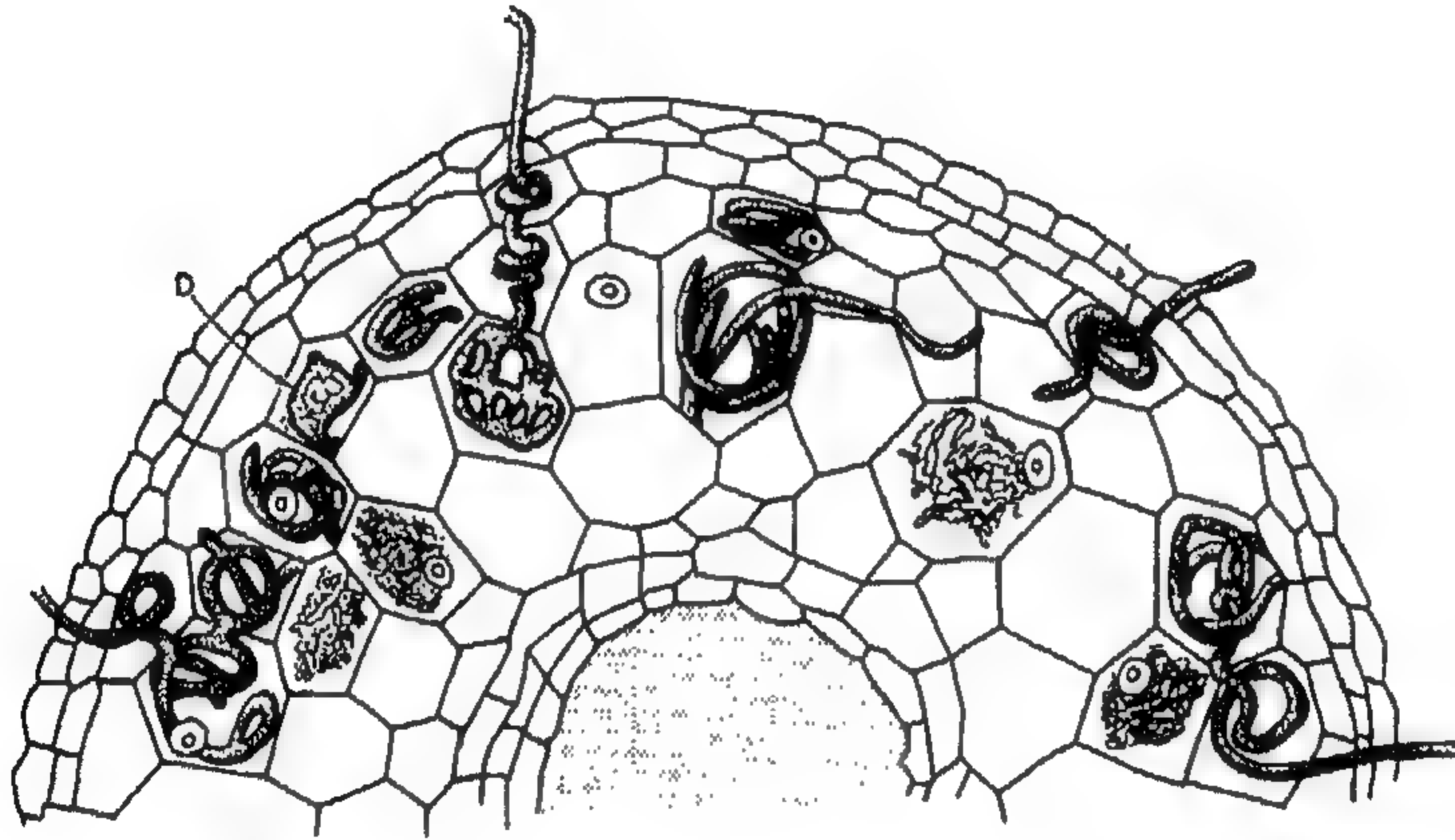
تتفق الميكوريزا الداخلية مع تلك الخارجية بإستثناء الغياب العام للغمد الخارجى ووجود بدلا منه هيفات داخلية فى الجذر . والحقيقة أن أى غازى غير ممرض للجذر يتفق مع هذا الوصف . وكما أستخلص Harley (1969) ، سيكون من غير الطبيعى أن تجد جذرا خاليا من الفطريات فى التربة عن أن تجد جذورا بها فطريات داخلية . وعند غياب ملامح مميزة واضحة للميكوريزا الداخلية وعند غياب أضرار واضحة للعائل ، فإن الميكوريزا الداخلية قد يكون لها تأثيرات قليلة أو يكون لها الأفضلية الاختيارية لغزو النبات تحت ظروف بيئية معينة .

ويمكن تقسيم الميكوريزا الداخلية إلى طرازين رئيسين : (١) ذات الفطريات المقسمة ، (٢) وذات الفطريات غير المقسمة (Harely, 1969) .

الفطريات المقسمة Septate Fungi : الكثير من الفطريات المقسمة فطريات بازيدية تحمل كلابات أو أفراد من جنس *Rhizoctonia* ، الأفراد غير المتجرثمة من الفطريات الديتيرية ذات الصفات البازيدية . والنباتات المكونة لمصاحبات مع هذه الفطريات تشمل عددا من الفصائل فى رتبة الإريكالات *Ericales* (خاصة الفصيلة الإريكية ، متضمنة جنسى *Rhodoendron* , *Vaccinum* ونبات الأبنوب الهندى *Monotropa*) وكذلك جميع أفراد الفصيلة الأوركيدية *Orchidaceae* وتخدم الميكوريزا الداخلية فى الأوركيد كمثال لهذا الطراز من الميكوريزا الداخلية (شكل ١٣٤) رغم أنه لا يعتبر نموذجا لهذه المجموعة المفهومة بصورة غير كاملة .

والأوركيدات هى مجموعة متباينة من النباتات توجد فى المناطق المعتدلة والاستوائية ، متضمنة كلا الشكلين الأرضى والمتسلق . وتنتج الأوركيدات أعدادا

كبيرة جدا من بذور دقيقة فى كل كبسولة ، تصل أحيانا إلى عدة ملايين ، وتحتوى البذور على جنين صغير جداً ومخزون صغير جدا من الغذاء يستهلك بعد الانقسامات الأولى للجنين . وبعد استهلاك المخزون الغذائى فى البذرة وقبل أن يصبح النبات ذاتى التغذية كلية ، تظهر الأوركيدات كلها حقيقة كمكافلات . ويختلف طول المدة التكافلية من أشهر قليلة إلى أعوام إلى كل عمرها فى حالة بعض الأوركيدات الغير محتوية على الكلوروفيل . وقبل فترة التكافل ، يتم غزو بذور الأوركيدات تحت الظروف الطبيعية - بواسطة هيفات فطر بازيدى أو أنواع



شكل (١٢٤) : قطاع عرضى فى نبات أوركيد به ميكوريزا داخلية يوضح الاختراق الفطرى والهضم داخل الخلايا (D) .

من *Rhizoctonia* التى يكون ميكوريزا داخلية مع الجذور النامية أو أعضاء الامتصاص الأخرى . والفطريات تنمو بين الخلايا ، مكونة هيفات ملتفة داخل الخلايا .

وتكوين الميكوريزا الداخلية إجبارى للأوركيديات تحت ظروف حدوثها الطبيعية . وعند غياب الغزو الفطرى ، تفشل الأوركيديات فى النمو إلا إذا مدت بمصدر خارجى من مركبات الكربون العضوية وأحيانا الفيتامينات . والفطر يمد نبات الأوركيد بالكربوهيدرات ويحتمل نواتج أيض مساعدة أخرى مثل الفيتامينات ، ولهذا فالحقيقة تقول أن الأوركيديات تتطفل على الفطريات . وبخلاف تلك الفطريات التى تكون ميكوريزا خارجية التغذية ، فإن فطريات الأوركيد يمكنها استهلاك الكربوهيدرات المعقدة ، غالبا متضمنة اللجنين ، البكتين ، والسليولوز . وتهضم هيفات الفطر المواد العضوية فى الوسط المحيط (إما التربة أو الشجرة المدعمة ، فى حالة المتسلقات) ، وتمثل هذه المواد الغذائية لتدعم نموها ولتنتج جلوكوز ، ريبوز ، وكربوهيدرات بسيطة أخرى . وتنتقل الكربوهيدرات والمواد الغذائية الأخرى داخل الهيفات وفى النهاية تتحرر داخل العائل الأوركيدى . ويتم التحرر جزئيا بهضم العائل لبعض الالتفافات بداخل الخلايا ، عن طريق انتفاخ الالتفافات ثم تحطيمها . وبالإضافة ، فإنه يتضح أن نواتج الأيض تمر خلال الأغشية الهيفية إلى داخل خلايا العائل دون هضم الفطر . ورغم أن الانسياب الأعظم للمواد الغذائية يتجه من الفطر إلى الأوركيد . فمن المهم أن نتذكر أن الفطر أيضا يشتق موادا غذائية من الأوركيد . وأحيانا تعتمد الفطريات على الأوركيد كمصدر للأحماض الأمينية أو الفيتامينات الخارجية ، مثل الثيامين أو ربما أحد أجزاء الثيامين . وعلى أى حال ، تشير

التجارب التى أستخدم فيها الكربون المشع أن الكربون لا ينتقل من الأوركيد إلى الفطر (Arditti, 1979) .

والأهمية الأولى لعملية الهضم يبدو أنها للتحكم فى درجة غزو الفطر ومنعه من التطفل على البادرات . والغزو الشديد بواسطة فطر ذو قوة مرضية خاصة يؤدي إلى التطفل الكامل ثم القتل للنبات العائل . وبالعكس ، إذا كانت بادرة الأوركيد ذات نشاط قوى فى هضم الفطر فلن تقوم علاقة ميكوريزية داخلية ، فتؤدي ثانية إلى قتل النبات العائل . وعليه توجد ميكانيكية مقاومة إضافية وهى تكوين ثلاث مواد على الأقل مضادة للفطر والتى تنتج بواسطة بعض الأوركيدات كاستجابة للغزو الفطرى . وتشمل هذه المضادات الفطرية أوركينول orchinol ، وهو مركب فنيولى ذو وزن جزيئى عالى ، ينبط نمو الفطر .

وتختلف الفطريات المكونة للميكوريزا الداخلية فى الأوركيد عن فطريات الميكوريزا الخارجية فى عدة نقاط هامة . ففطريات الأوركيد واسعة الأتشار وذات قدرة بقاء ترممية عالية بعيدا عن الأوركيدات . والتخصصية لتكوين الميكوريزا مع الأوركيدات منخفضة ، وبعض هذه الفطريات طفيليات نباتية ذات قوة مرضية . فعلى سبيل المثال ، كانت بعض السلالات الممرضة للفطر *Rhizoctonia solani* والمعزولة من القمح ، القنبيط ، والطماطم ذات قدرة على تكوين ميكوريزا داخلية مع أحد الأوركيدات (Downie, 1957) .

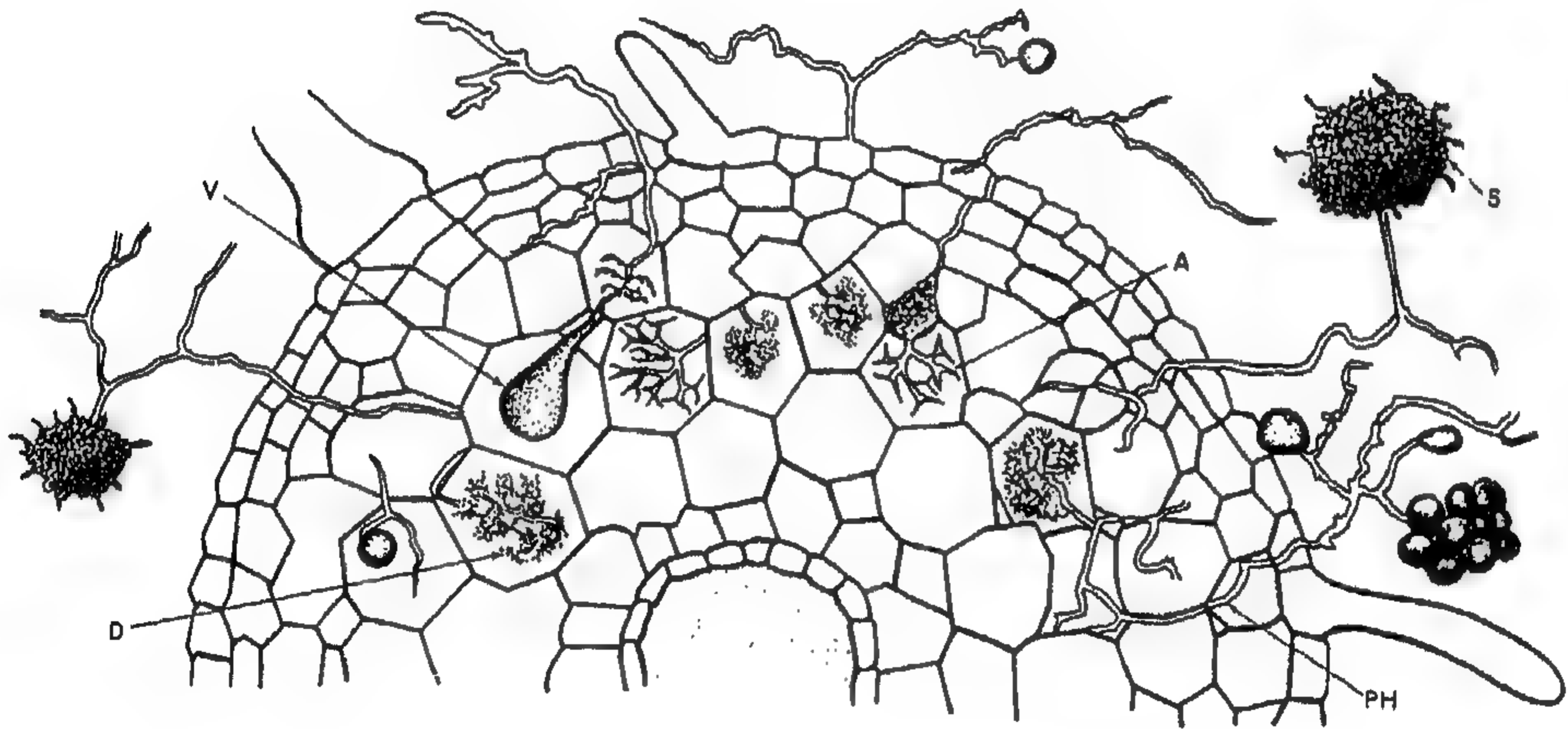
الفطريات غير المقسمة Nonseptate Fungi : تمثلت الفطريات غير المقسمة فى الميكوريزا الداخلية بكثرة فى السرخسيات من العصر الجليدى والأحقاب التالية . وهى تحدث فى أجناس عديدة من عاريات البذور ، غالبية كاسيات

البذور ، وتكثر فى النباتات العشبية النامية فى الأراضى المنزرعة وعلى الحشائش . وكثير من النباتات التى تحدث بها الميكوريزا الداخلية ذات أهمية تجارية : فهى تشمل البقوليات ، عشب الحدايق ، الطماطم ، التفاحيات ، الفراولة ، الخوخيات ، القهوة . وفوق كل ذلك ، هذه الميكوريزا الداخلية الخاصة أكثر شيوعا من طرز الميكوريزا الأخرى وتحدث بصفة عامة وغالبا على النباتات التى تفتقر إلى الطرز الأخرى ، متضمنة بعض أشجار الغابات . وبعبكس الميكوريزا الخارجية ، فإن الشكل الظاهرى للجذور يبقئ بالضرورة دون تغير رغم أنها أحيانا تبدو أغمق ، أسمك قليلا ، سهلة الكسر .

وهذه الفطريات هى أفراد من جنس *Endogene* أو أفراد وثيقة القرابة بالفصيلة الإندوجينية . وكانت محاولات عزل الفطريات وتنمئها فى مزرعة نقية غير ناجحة ، ولهذا السبب فلم تجر دراسات على الاحتياجات الغذائية أو خصائص الفطر الأخرى فى غياب الجذور . فتكوين الميكوريزا الداخلية حتمئ بالضرورة لهذه الفطريات .

وتنمو فطريات الميكوريزا الداخلية كشرائط مستقلة أو كتل مفككة فوق الجذور وتمتد إلى داخل التربة . وبعبكس الميكوريزا الخارجية ، فهئ لا تكون مطلقا غمدا فطريا محدا (شكل ١٣٥) . وتخرق الفطريات خلايا العائل بتكوين أنزيمات سليلوزية تهضم أجزاء قليلة من جدر الخلايا . ويكون الفطر محدا فى الشعيرات الجذرية أو خلايا البشرة الأخرى ولكنه أيضا يمكن أن يخرق خلايا القشرة . وداخل الخلايا ، ينتج التفافات هيفية ، انتفاخات كروية أو بيضاوية متضخمة ، وحزما من هيفات تنتهى بتفرع ثنائئ الشعبة (الأربسكيولات) . وبسبب الحدوث المنتظم للانتفاخات والأربسكيولات ، فقد أطلق على هذه

الميكوريزا الداخلية مصطلح الطراز الانتفاخي الأربسكيولي - vesicular arbuscular type . ورغم أن وظيفة هذه الانتفاخات غير معروفة ، فقد أقترح أنها تؤدي وظيفة أعضاء تخزين ويمكن أيضا أن تقوم بوظيفة التراكم التكاثري تحت الظروف المعاكسة (Mosse, 1973) . ويمكن أن تتكون الانتفاخات بين الهيفات خارج الجذر كما تتكون بداخله . والطبيعة المتفرعة للأربسكيولات تزيد مساحة السطح الذي يكون على اتصال مباشر مع سيتوبلازم العائل . وقد أُنْفَقَ عموما أن انتقال المعادن من الفطر إلى العائل وانتقال الكربوهيدرات من العائل



شكل (١٣٥) : قطاع عرضي لميكوريزا داخلية لفطر غير مقسم . لاحظ الهيفات المخترقة (PH) ، الانتفاخات المتفرعة (A) ، الانتفاخات الكروية (V) ، هضم المصحات بواسطة النبات (D) ، والثمار الجرثومية الخارجية (S) مع الجراثيم .

إلى الفطر يحتتمل حدوثهما كثيرا عبر الأغشية البلازمية للأربسكيولات . وتتحطم الأربسكيولات عندما تصبح مسنة ، حيث تطلق أيضا موادا غذائية إلى داخل خلية العائل (Tinker, 1957) . وكما هو الحال فى الميكوريزا الخارجية ، فإن الميكوريزا الداخلية يناسبها عموما شدة إضاءة عالية وأراضى منخفضة الخصوبة .

والعلاقات المتداخلة لهذه الفطريات مع نباتاتها العائلة يحتتمل أن تكون هامة لتقدير صحة النبات العائل (Mosse, 1973; Tinker, 1975) . وتتباين النباتات العائلة كثيرا فى استجابتها لفطريات الميكوريزا الداخلية ؛ ويرجع هذا التباين جزئيا إلى الشكل الظاهرى للمجموع الجذرى والظروف المختلفة للتربة . وفى الأراضى الفقيرة أو فى الجذور المسنة ، يكون الغزو أكثر درجات عنه فى الأراضى الخصبة أو الجذور الأحدث عمرا . وكميات بسيطة من المواد الغذائية (خاصة النيتروجين) تكون مطلوبة لتكوين الميكوريزا الداخلية ولكن الكميات الأكبر لن تناسب تكوينها بل تؤدى إلى فشل المصاحبة . ويمكن تحسين نمو أنواع نباتية عديدة فى الأراضى الفقيرة بإضافة جراثيم فطر ميكوريزا داخلية إلى التربة وتشجيع نمو الميكوريزا الداخلية بإضافة كميات بسيطة من المواد الغذائية . ويعزى تحسن النمو فى أغلب الأحوال إلى زيادة امتصاص الفوسفات . فإذا أضيف فوسفات مشع إلى التربة ، فإن مسار الامتصاص يكون خلال الفطر إلى داخل الجذر وفى نهاية المطاف إلى المجموع الخضرى . ومستويات الفوسفات تكون أعلى بكثير فى النباتات الميكوريزية عن تلك التى بدون ميكوريزا داخلية . وعموما ، تمكن فطريات الميكوريزا الداخلية النبات العائل من النمو فى تربة تعاني نقص الفوسفات لأن الفطر يستطيع تجميع الفوسفات عندما

يوجد بتركيزات منخفضة ولا يكون متاحا عمليا للجذور اللاميكوريزية داخليا . وإذا كان الفوسفات كافيا أو زائد الإمداد ، فلن تحسن العدوى بفطريات الميكوريزا الداخلية نمو النبات القوى بالفعل بل قد تؤدي إلى نقص النمو ، ربما بسبب المنافسة على الكربوهيدرات . وتحت ظروف محددة ، يؤدي تكوين الميكوريزا الداخلية أيضا إلى زيادة امتصاص عناصر أخرى ، متضمنة البوتاسيوم ، الحديد ، النحاس ، الكالسيوم ، والزنك . والجذور داخلية الميكوريزا ذات كفاءة أعلى في امتصاص الماء ويمكنها أن تقاوم ظروف المستويات المنخفضة من الرطوبة المتاحة أفضل من الجذور اللاميكوريزية . فعلى سبيل المثال ، فهي تشفى من الذبول بصورة أفضل من النباتات اللاميكوريزية كما أنها تقاوم صدمة نقل النبات (الشتل) بصورة أفضل .

الفطريات كمكافلات مع الحشرات Fungi as insect Symbionts

يوجد عدد من الفطريات له علاقة تكافلية مع الحشرات . والمتكافلات الحشرية يمكن أن تكون إما متكافلات داخلية endosymbionts ، حيث توجد داخل الحشرة ، أو متكافلات خارجية ، حيث تحدث خارجيا على الحشرة .

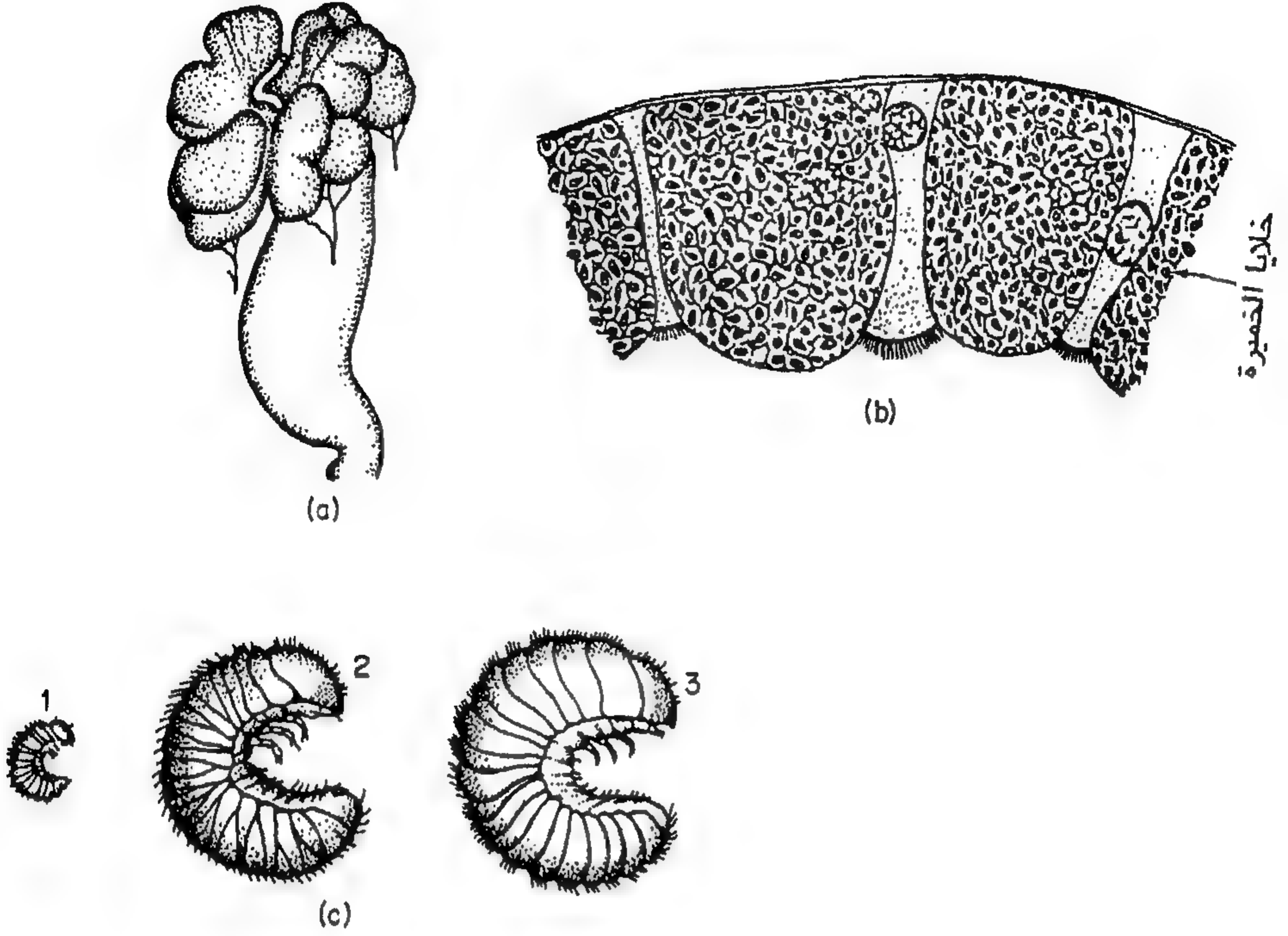
التكافلات الداخلية Endosymbionts

تمثل المتكافلات الداخلية للحشرات الفلورا الموجودة في أمعاء الإنسان . وتشمل هذه المتكافلات الداخلية أنواعا عديدة من البكتريا وبعض الخمائر (بصفة دائمة أنواعا من *Candida* وكذلك أنواعا من *Taphrina* ، *Torulopsis*) التي توجد بصفة منتظمة في القناة الهضمية ، الأجسام الدهنية ، قنوات ملبىجي ، أو الأعضاء الداخلية الأخرى لبعض الحشرات . والمتكافلات الداخلية شائعة بصفة

خاصة فى الحشرات التى تعيش على غذاء محدد مثل الخشب ، الحبوب ، أو الدوبال . وهذه المواد غنية فى السليلوز ولكنها فقيرة النيتروجين وتنقصها الفيتامينات .

ويمكن أن تقطن المكافلات الداخلية فى جيوب خاصة فى القناة الهضمية أو فى خلايا متحورة (شكل ١٣٦) . ويمكن للمكافلات الداخلية أن تنتقل إلى صغار الحشرات بعدة طرق ، متضمنة التالى : (١) قد تمتص الحشرة الصغيرة أو تعلق قطرات تحتوى على المتكافل الداخلى يكون مصدرها جسم الأم (٢) يلتصق البيض مع مادة تحتوى بالبكتريا أو الخميرة فى مساره خلال آلة وضع البيض ، وتستهلك الصغار أجزاء الصدفة أثناء الفقس ؛ أو يحتمل أن يكون المتكافل الداخلى موجودا داخل البيضة وبذلك يكون موجودا داخل الجنين النامى .

وتمد المكافلات الداخلية الحشرة ببيئة مناسبة وثابتة تقريبا كما تمدها بغذاء غنى . ومن الدراسات عن الاحتياجات الغذائية لحشرات خالية من المتكافل ، وجد أن هذه المكافلات الداخلية المدروسة تنتج فيتامينات (خاصة فيتامينات B) وبعض الأحماض الأمينية التى يحتاجها العائل لى ينمو ويكبر طبيعيا ، وفى بعض الحالات ، ليظل حيا . وفى بعض التجارب ، عاشت الحشرات الخالية من المتكافل إذا مدت بأحماض أمينية وحدها ولكن ليس بالفيتامينات وحدها ، مما يؤدى إلى الاقتراح بأن الاعتماد على الأحماض الأمينية كمصدر للنيتروجين يحتمل أن يكون أكبر من الاعتماد على الفيتامينات .



شكل (١٣٦) : التكافل الداخلى لخنفس بواسطة خميرة : (a) كيس مقلوب للخارج تقطنها الخميرة فى القناة الوسطى ليرقة ؛ (b) جدار الكيس المقلوب للخارج ؛ (c) تأثيرا لخميرة المتكافلة على نمو اليرقات اليسار ، يرقة صغيرة بصورة غير طبيعية حيث أزيل المتكافل . الوسط ، يرقة أزيلت منها الخميرة ولكن اليرقة غزيت على غذاء به امداد خميرة . اليمين ، يرقة طبيعية ، تحتوى المتكافل الخميرى .

المتكافلات الخارجية Ectosymbionts

سبتوبازيديوم *Septomasidium*

يكثر وجود *Septobasidium* - أحد أفراد تحت طائفة الفطريات البازيدية المجرأة - فى المناطق الاستوائية ، تحت الاستوائية ، وجنوب شرق الولايات المتحدة . يكون هذا الفطر مستعمرات غير منتظمة ، مسطحة ، وغير مقلوبة والتي تلتصق بقوة بأوراق الأشجار الحية . ويحتمل أن تكون المستعمرات غير واضحة (فقط عدة ملليمترات فى قطرها) أو قد تغطى الجانب السفلى للأفرع كلية . والمستعمرات أيضا قد تكون جافة قشرية أو إسفنجية ويتراوح لونها من الأبيض إلى ظلال مختلفة من البنى أو الأسود . وتتطفل بعض أنواع *Septobasidium* مباشرة على الشجرة ، مسببة تضخما فى النسيج . ومع ذلك ، فغالبية الأنواع تتقاسم علاقة تكافلية مع الحشرات القشرية .

وتحتل الحشرات القشرية غرنا داخل الطبقات الوسطى من مستعمرة الفطر . هذه الغرف تكون أكبر قليلا فقط من الحشرة ، وتوجد أنفاق عديدة تصل الغرف ببعضها . وفوق هذا الخضم ، توجد حصيرة فطرية كثيفة ، حيث تتكون عليها الطبقة الخصيبة (شكل ١٣٧) . وبعض الحشرات يتم التطفل عليها بالفطر *Septobasidium* ، ويكون الفطر ممصات عديدة ملتفة أو معقودة داخل غمدها ؛ وتمتد هيفات عديدة من الحشرة إلى أنسجة المستعمرة الفطرية . وتحتل هذه الأفراد المتطفل عليها غرفة ، حيث تكون متصلة بالنبات بواسطة جهاز الأمتصاص . وبذلك تغذى العصارة النباتية الحشرة مباشرة والفطر بصورة غير مباشرة . والحشرات المتطفل عليها أصغر بكثير من الأفراد الغير مصابة كما



شكل (١٢٧) : مقطع مار خلال جزء من مستعمرة الفطر *Septobasidium* وحشرة قشرية ذات جهاز امتصاص يمتد إلى الأشعة النخاعية للخشب . مفتاح ، بادئا من أعلى : b ، وعاء بازيدى ؛ ys ، حشرة صغيرة ؛ sp ، جراثيم بازيدية ؛ pb ، وعاء بازيدى أولى ؛ fs ، السطح الثمرى للفطر ؛ tl ، الطبقة العليا للفطر ؛ bl ، الطبقة السفلى للفطر ؛ fm ، حصيرة فطرية ؛ ct ، خط اتصال حصيرة الفطر مع الحشرة ؛ ss ، خيوط فطرية مغزلية الشكل فى الحشرة ؛ c ، ممصات ملتفة داخل الحشرة ؛ رمح الحشرة ؛ sh ، غمد مفروز حول الرمح ؛ b ، قلف الشجرة ؛ c ، كامبيوم الشجرة ؛ mc ، شعاع نخاعى فى الشجرة .

أنها لا تستطيع التكاثر عادة . وكثير من الحشرات داخل المستعمرة لا يتم التطفل عليها ، وغالبا تكون فى نطاق خارجى عن تلك المتطفل عليها . ومستعمرة الفطر تعبر الشتاء بهذه الطريقة .

يتجدد نمو المستعمرة فى الربيع ، وتنمو المستعمرة ملليمترات قليلة فقط سنويا . وتكون بعض الأنواع طبقة جديدة من الميسليوم فوق الطبقة القديمة . وبتجديد نمو المستعمرة يغطى الفطر الحشرة ، وتضع الإناث نسلها بينما تنبت الأوعية البازيدية الأولية للفطر لتكون الأوعية البازيدية والجراثيم البازيدية . تتبرعم الجراثيم البازيدية بعد ذلك بطريقة تشبه الخميرة . يتجول نسل الحشرة الجديد فى المنطقة ، وإذا وصلت إلى سطح مستعمرة الفطر ، فإنها ستحمل براعم الفطر التى تلتصق بسطحها . تنبت هذه البراعم وتخرق سطح الحشرة القشرية ، مصييا بذلك هذه الأفراد . والحشرات الصغيرة الموجودة تحت نفس المستعمرة الأم ، تتجول خارجيا وتستقر تحت مستعمرة فطرية أخرى أو تتجول خارجة وتستقر على قلف الشجرة فى مكان لا يوجد به نمو فطرى . وهذه الأفراد الأخيرة تنشئ مستعمرات جديدة .

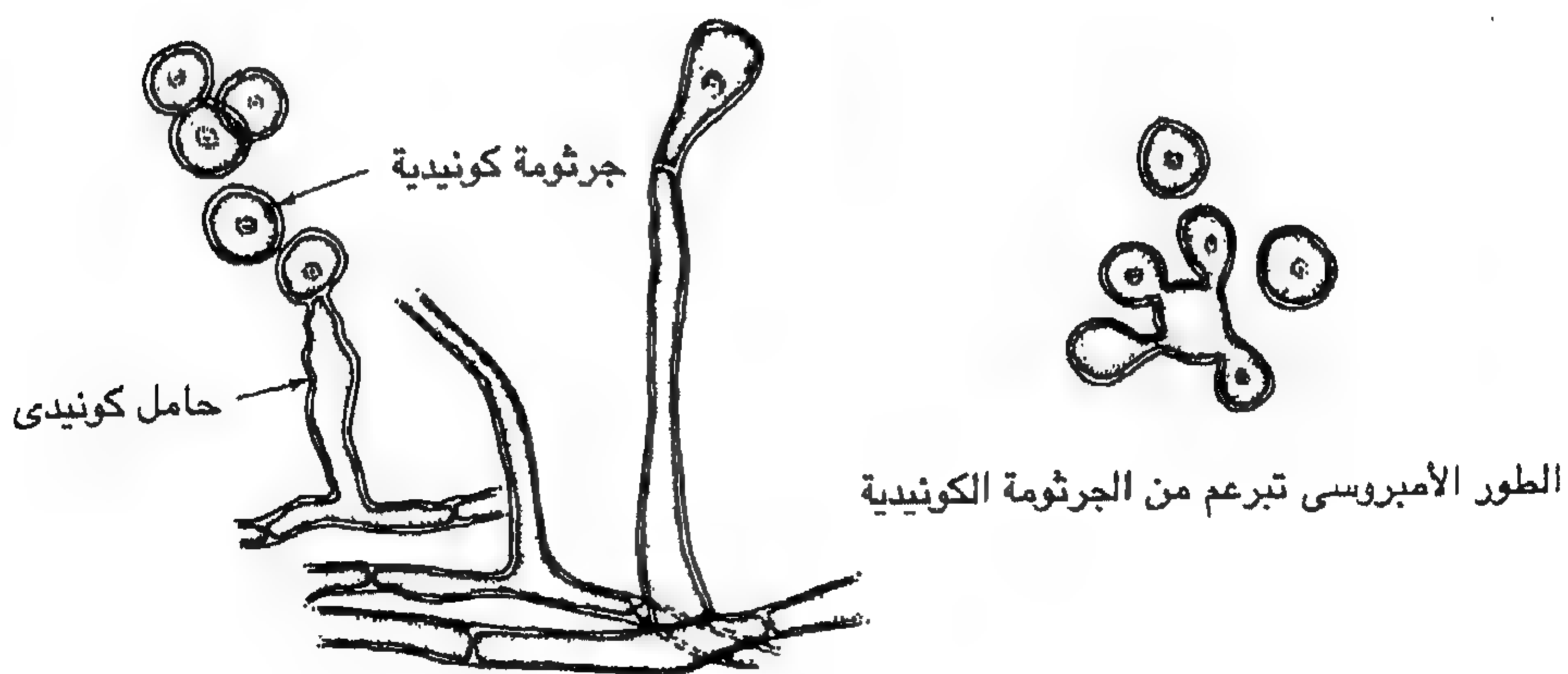
أنواع *Septobasidium* التى تتطفل على الحشرات تكون غير قادرة على النمو دون الاعتماد على الحشرات فى الطبيعة ، وتتوقف كمية نمو الفطر التى تحدث مباشرة على عدد الحشرات المتطفل عليها . وإضافة إلى الاعتماد على الحشرات للغذاء ، فإن الفطر يعتمد على هذه العلاقة لنشر جراثيمه .

ورغم أن الحشرات القشرية تستطيع النمو فى غياب الفطر فى الطبيعة ، فإن حدوث أفراد حشرية تعيش حرة نادر جدا للحشرات . فالحياة مكلفة جداً حرة المعيشة حيث أنها تتعرض لموجات الحر والبرد التى تحميها منها مستعمرة الفطر

. كما أنها عرضة لأن تؤكل بواسطة الطيور أو أن تهاجمها أعداؤها الأكثر فتكا بها ، مثل تلك الزنابير التى تضع بيضها داخل جسم الحشرات القشرية . فبالرغم من أن بعض الحشرات يتطفل عليها وربما تقتل بواسطة الفطر ، فإن غالبية الحشرات تستفيد من هذه العلاقة الوقائية .

فطريات أمبروسيا Ambrosia Fungi

تقطن بعض الخنافس الخشب ، مكونة أنفاقا فى الخشب الرخو للأشجار المريضة أو الكتل الخشبية الساقطة . وتتكون هذه الأنفاق من مدخل ذو ممر من الخارج ، ثم تتسع إلى عدد من الغرف الشبيهة بالكهوف أو الممرات الطويلة حيث يوضع فيها البيض وتنمو اليرقات . والأنفاق ، الغرف ، والممرات تكون جميعها مبطنة بنمو وسادى الشكل لفطريات أمبروسيا (شكل ١٣٨) ، الذى يعتبر المصدر الوحيد عادة ليرقات الخنافس والهام أيضا فى غذاء البالغين ، الذين يتغذون على الخشب . وهذه العلاقة التكافلية بين الخنافس والفطر عالية التخصص ، حيث

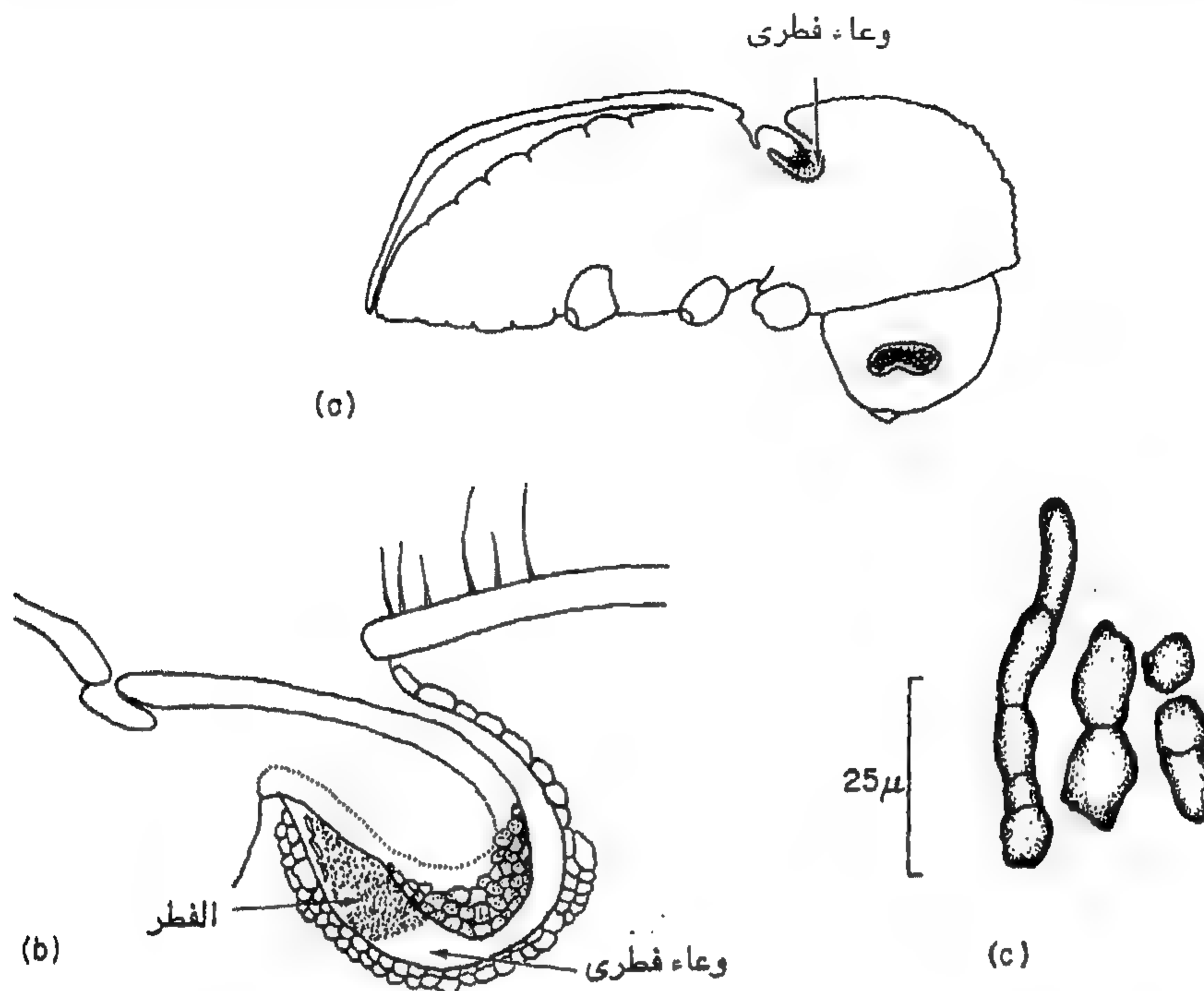


شكل (١٣٨) : فطر أمبروسيا ، *Ambrosiella canadensis* ، $\times 900$.

تحدث فقط بين نوع محدد من الخنافس أو الفطر . ولم توجد فطريات أمبروسيا ولا الخنافس أيهما دون الآخر فى الطبيعة .

وقد شوهدت فطريات أمبروسيا أصلا كقشور تشبه الملح تبطن قنوات الخنافس وقد أعتبرت أنها إفرازات عصارية جافة (الأمبروسيا "the ambrosia") . ومؤخرا وجدت الفطريات فى الأنفاق ولكنه أعتقد أنها غازيات أتت لتتغذى على الأمبروسيا وأخذت إسم فطريات أمبروسيا . وفطريات أمبروسيا هى أفراد خيطية من الفطريات النصفأيسكية (خاصة جنسى *Ascoidea, Endomycopsis*) وأفراد من الفطريات الديتيرية (خاصة جنسى *Monilia, Ambrosiella*) . تكون هذه الفطريات هيفات ذات حوامل كونيديية ، وكوتيديات ، وخلايا برعمية بشكل الخميرة التى تتبرعم من الكونيديات . والخلايا خميرية الشكل تكون الطور الأمبروسى الذى تتغذى عليه الخنافس .

تحمل الخنافس جراثيم فطر أمبروسيا معها أثناء عبورها الشتاء وأثناء هجرتها . وتخزن الجراثيم فى أنابيب خاصة أو جيوب (الأوعية الفطرية *Mycetangia*) والتى تحدث فى مواضع مختلفة من الجسم بين أنواع الحشرة (شكلها ١٣٩) . وتحدث الأوعية الفطرية فى جنس واحد من الخنافس الذى ينشئ مبنى النفق ؛ وهذا الجنس يكون الأنثى عادة التى تعد الأنفاق لوضع البيض . تنتج الأوعية الفطرية إفرازات تحمى الجراثيم رقيقة الجدر من الجفاف وتمدها بالغذاء اللازم لإنبات الجرثيم . وعندما تحفر الخنافس أنفاقا جديدة فى الربيع ، فإنها تعد خليطا من برازها وأجزاء الخشب وتهرسها على جدار النفق كمهد (سرير) للنمو الفطرى . تلقح الأسرّة بفطريات أمبروسيا خلال حدوث احتكاك مع الأوعية الفطرية . تنمو عندئذ طبقة عمادية من فطر أمبروسيا ،



شكل (١٣٩) : الوعاء الفطرى لخنافس *Anisandrus dispar* : (a) موضع الوعاء الفطرى فى الحشرة $\times 73$: (b) تضخم الوعاء الفطرى موضعا الخلايا الغذائية المصاحبة له ، والفطر الموجود بالداخل . $\times 180$: (c) فطر أمبروسيا أزيل من الوعاء الفطرى .

ويسود الطور الأمبروسى الشبيه بالخميرة . ويستمر الطور الأمبروسى طالما وجدت اليرقات والخنافس ، ولكن عندما تترك الخنافس النفق ، يسود الشكل الميسليومى (كما هو الحال فى مزرعة نقية) . وتميل الخنافس للإبقاء على مزرعة نقية من فطر أمبروسيا وهى قادرة على عمل ذلك عندما تكون الإنفاق حديثة . ولم تعرف الطرق التى تمنع بها الخنافس نمو فطريات غريبة ملوثة ، ولكن ربما تملك اليرقات والخنافس إفرازات تشجع نمو فطريات أمبروسيا ، والتى تكون بالتالى مضادة للفطريات الأخرى . وبصورة أخرى ، فإن التضخم الثابت

للأنفاق ، مزدوجا مع طرد النفايات ، ربما يحد من الفطريات الغريبة . وغالبا تظهر فطريات أمبروسيا ثانوية فى النفق ، ويمكن أن تتغذى الخنافس عليها (الفطر النصف أسكى *Dipodascus* هو من هذا الطراز ، نوقش فى (الفصل الرابع - الجزء الأول) . وعلى العكس من فطر أمبروسيا الأول ، لا تنقل الفطريات الثانوية فى الأوعية الفطرية ، ولا تعتمد الخنافس على وجودها . وعندما تترك الخنافس النفق ، تنمو فطريات ملوثة من طرز متنوعة بغزارة .

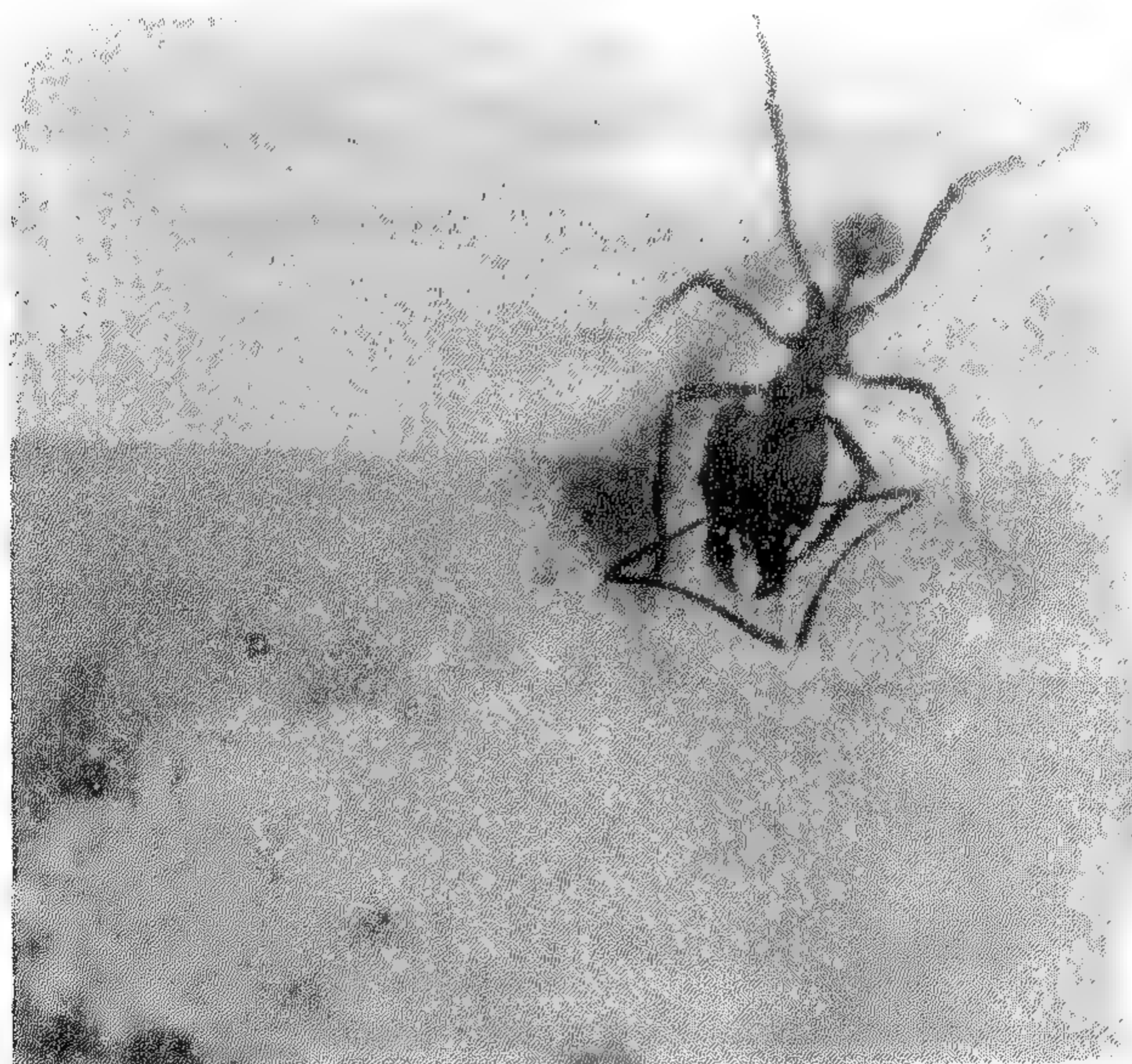
والعلاقة بين الفطر والخنافس متعادلة النفع وحتمية لكلا الشريكين . فاليرقات تعتمد فطر أمبروسيا كمصدر للغذاء والفيتامينات ، وحتى الحشرات البالغة يمكن أن تموت جوعا فى غياب النمو الأمبروسى . ويوجد إثبات أنه على الأقل تكون بعض خنافس أمبروسيا ذات حاجة مطلقة للارجسترون المنتج بواسطة الفطريات (Kok, 1979) .

وتفضيل الغذاء الفطرى هو أن الفطر يمد بالنيتروجين العالى ، وغذاء متبقى قليل يمكن الحصول عليه بالحد الأدنى من حفر النفق حيث أن موادا غذائية تنقل لمسافة ما خلال الميسليوم . وتلك الخنافس التى تتغذى على الخشب (نيتروجين منخفض ، وغذاء ذو بقايا كثيرة) يجب أن تحفر أنفاقا كثيرة خلال الخشب للحصول على غذاء كاف . ويستفيد الفطر لأنه يحمى من الجفاف أثناء نقله فى الأوعية الفطرية ، وعدد الخلايا القابلة لتلقيح الخشب يتزايد بإفرازات الأوعية الفطرية ، كما ينتشر مباشرة إلى ويوضع على الطبقة التحتية المناسبة ، وجرح الخشب بواسطة الخنافس يهىء اختراقا سريعا بواسطة الميسليوم ، ويخدم وجود اليوريا وحمض اليوريك فى براز الخنافس كمصدر هام للنيتروجين . ومحاولات تثبيت الفطر فى النبات العائل عند غياب الخنافس لم تنجح .

الحشرات زارعة الفطر Fungus - Growing Insects

يمكن أن يزرع الفطر بواسطة النمل الأبيض والنمل ، الذى يميل لعمل حدائق الفطرية بهمة عالية . وتعتمد هذه الحشرات على الفطريات لغذائها (شكل ١٤٠) والنمل الأبيض الزارع للفطر يسود بصفة خاصة فى أفريقيا وجنوب آسيا ، حيث أنه عادة يبني هضبة من طين خاص يبلغ إرتفاعها إلى ستة أمتار لتغطى أعشاشها وحدائقها الفطرية (Batra and Batra, 1979) . ويشترك هذا النمل الأبيض الزارع للفطر النمل العادى فى تشابهات عديدة ، تناقش فيما يلى .

النمل الزارع للفطر Fungus - Growing Ants : ينتمى النمل الزارع للفطر إلى قبيلة "عالم جديد" من النمل "الأتيني "the Attini" ، والذى ينتشر بكثرة على القارة الأمريكية ولكنه يسود بصفة خاصة فى الغابات المطيرة فى أمريكا



شكل (١٤٠) :نملة مع فطرها الذى زرعت

الجنوبية . ويعتمد النمل والفطريات كل على الآخر لبقاءة ، ولم يوجد أحدهما منفردا فى الطبيعة .

يزرع الفطر فى حدائق دائرية بدقة . وتتكون الحدائق من كتلة أسفنجية زغبية ذات لون رمادى فاتح إلى بنى عبارة عن أوراق ينمو عليها الفطر ويحتمل أن تمشط بالعسل عن طريق عدة أنفاق أو خلايا . وينمى النمل حدائقه إما فى أماكن محمية فوق الأرض مثل تحت الصخور أو فوق كتل خشبية معلقة ، أو فى أكثر الأحيان ، فى غرف داخل الأعشاش (شكل ١٤١) . ويحتمل أن تكون الغرف بشكل فوهة البركان على سطح الأرض ، أو تكون غير منتظمة أو فى هيئة تجاويف بشكل بيت مسقوف فى باطن الأرض يتصل بالخارج بواسطة أنفاق . والحديقة الفطرية الواحدة يمكن أن يتباين قطرها من ٢٠ ملليمتر إلى ٥٠ سنتيمتر . ويمكن أن يوجد عدد كبير من الغرف يصل إلى ٢٠٠٠ فى العش الواحد . ومساحة الأرض المغطاة بالعش تكون كبيرة إذا تبلغ ١١ × ١٥ مترا .

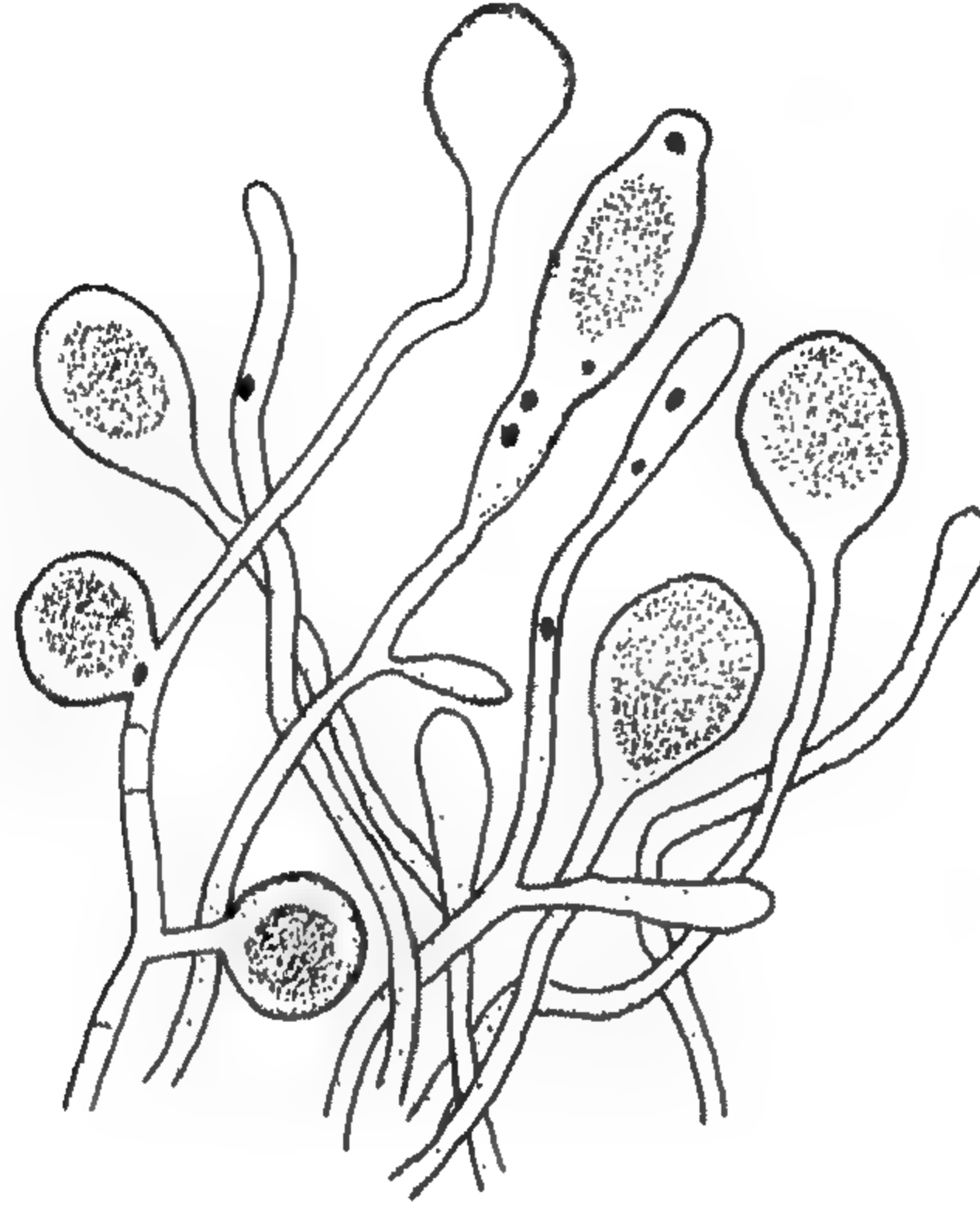
وتتنمى الفطريات المصاحبة للنمل إلى الخمائر وفى بعض الأحيان (*Tyridomyces formicarum*) ، ولكنها بإستثناء ذلك هى فطريات ميسليومية . وبينما لا تعرف ماهية الفطر فى حالات كثيرة ، إلا أنه حصل على ثمار بازيدية لفطر عيش غراب يتبع جنس *Lepiota* بواسطة زراعة الميسليوم المأخوذ من عدة أعشاش نمل (Weber, 1979) . ويكون الميسليوم حزما من هيفات مفلطحة ، التى تحدث إما فى عش النمل أو فى مزارع نقية فى غياب النمل (شكل ١٤٢) . وسائل البروتوبلازم الغنى هو الغذاء الوحيد لليرقات ، رغم أن النمل يتغذى على كل من الهيفات والإفرازات الهيفية . ويستطيع الفطر بنشاط تحليل السليلوز فى الطبقة التحتية وأن يمد النمل بالوجبات الغذائية . فأكثر من ٥٠ ٪ من الوزن

الجاف للفطر يكون متاحا كغذاء سائل (يحتوى على الكربوهيدرات الأحماض الأمينية ، البروتينات ، والدهون) (Martin *et al.*, 1969) .



شكل (١٤١) : حديقتى فطر زرعتهما بواسطة نمل : (a) قطاع فى عش صنع بواسطة *Trachymyrmex wheeleri* فى كولومبيا . قارن حجم العش مع الملقاط التى يبلغ طوله ١١٣ . (b) قطاع فى عش صنع بواسطة *Acromyrmex histrix* فى فنزويلا . توجد حديقتين فى هذا العش . قارن حجم العش مع السكن ، الذى يبلغ طوله ٢٥ سم .

ويبدأ بعض النمل زراعة حدائقه بتقطيع الأوراق ، فى حين تعتمد أجناس أخرى على المخلفات النباتية . يبحث النمل عن المواد النباتية أثناء النهار ويعود



شكل (١٤٢) : فطريات منماه بواسطة النمل . النهايات الهيفية المتضخمة قد تكون واسعة لدرجة تبلغ ٥٠ ميكرون فى القطر .

إلى العش حاملا قطعا كبيرة من أوراق الشجر . ويبقى على قطع الأوراق نظيفة بأن يحملها فوق ظهره بعيدة عن الأرض ؛ أيضا ، يمكن لنملة صغيرة أن تعلى قطعة ورق تحملها نملة كبيرة ، وتعلق الصغيرة الورقة لتنظيفها أثناء سفرها (Weber, 1972 b) . وعندما يصل النمل إلى الحديقة ، فإنه يقطع الورقة إلى قطع صغيرة (حوالى ١ - ٢ مم فى القطر) ثم يجعل هذه القطع ناعمة بأن يعضها بفكيه . كما أنه يلعق القطع باستمرار ثم يلقى عليها قطرات براز من الشرج . وهرس الأوراق يشجع الغزو الأولى للنسيج بالهيفات ، وإضافة البراز يهىء هذا الغزو لأن هذه القطيرات تحتوى على إنزيمات محللة للبروتين (والفطريات ذاتها تفتقر إلى هذه الإنزيمات) . تحزم القطع الصغيرة من المادة النباتية فى مكان وبعد ذلك تزرع النملة الحديقة بعدة حزم من الميسليوم تنقلها

من حديقة قريبة . ويمكن أن توضع مواداً إضافية فى العش ، مثل جزيئات خشبية تسحب للداخل ثم تلقح بالفطر . وبعض النمل يجر أيضاً جثة حشرة أو إفرازات حشرة إلى الحديقة . ويستمر النمل فى صب القطرات الشرجية على الحديقة الفطرية حتى بعد تأسيسه . وهذه القطرات الشرجية هى مصدر غذائى هام للفطر لأنها تحتوى على الأمونيا ونوع من الأحماض الأمينية . واستمرارية صب القطرات مطلوب لأن الفطر يستهلك بكتبات المواد الغذائية الموجودة فى القطرات الشرجية (Martin and Martin, 1970) . وتراعى النملة أيضاً الحديقة بأن تلمس الفطر بقرون استشعارها لتقدير حالة الفطر وبأن تلعق الهيفات . ويستطيع النمل تمييز أى فطريات غازية غير تلك التى زرعها ، فيزيل هيفات الأنواع غير المرغوبة بسحبها إلى الخارج بالفك السفلى ووضع الهيفات المستبعدة فوق بعضها فى مكان بعيد . وأى طبقات تحتية غير مستخدمة تحمل خارج العش ، ويفتح النمل أو يغلق مداخل الأنفاق لتنظيم درجة الحرارة . وبينما الحديقة باقية فى حالة جيدة ، تظهر بكتريا وخمائر - توجد طبيعياً - بمستويات منخفضة نسبياً ويبدو أنها يوقف نموها ببساطة للتنافس مع الفطر المنزوع . وإذا حدث وترك العش ، فإن هذه البكتريا ، الخمائر ، وفطريات أخرى تستشرى فى العش وتتخطم الحقائق الفطرية . ويترك النمل عشه إذا أزعج أو هاجر . وعندما يترك النمل عشه ، فإنه يحمل أجزاء من حديقته على طول الطريق معه لتخدم كلقاح للحقائق التى سيبينها فى عشه الجديد .

الفصل الثامن

الفطريات والانسان Fungi and Humans

ليست الفطريات فقط هي التي تستغل الكائنات الأخرى (كرميات ، كطفيليات ، أو كمتكافلات) ولكن الكائنات الأخرى تستغل الفطريات بطرق مختلفة . وأكثر هذه الحالات هي استخدام الفطريات كغذاء بواسطة حيوانات مختلفة . ومن المعروف أن آلاف الأنواع من الكائنات تستهلك الميسليوم الفطري أو الثمار الجرثومية للفطريات . وكما لاحظنا في الفصل الخامس ، تستهلك عدد من حيوانات التربة الفطريات ونخص من هذه بالذكر أكلات الفطريات مثل القواقع والسنجاب الأحمر . تهاجم القواقع الأنواع اللحمية من الفطريات البازيدية الخصبة ، متضمنة *Amanita muscaria* ، *A. phalloides* ، السامين للإنسان . ويجمع السنجاب الأحمر أعدادا كبيرة من الفطريات أواخر الخريف ويخزنها في جذوع الأشجار ، في أعشاش الطيور ، وعلى أفرع الأشجار التي يجفف عليها الفطريات فتخدم كإمداد غذائي له في الشتاء (Buller, 1922) . والإنسان كذلك من أكلات الفطريات ، ولكنه أيضا يستغل الفطريات بطرق عديدة لا تشاركه فيها الكائنات الأخرى . ويختص بقية هذا الفصل بإستغلال الفطريات بواسطة الإنسان .

ومثل أشكال الحياة الأخرى كانت الفطريات موضع دهشة وتخمين . وبعض أقدم السجلات عن الفطريات هى تلك اليونانية والرومانية ، الذين أهتموا بطبيعة وأصل الفطريات . ولم يستطع بليني تقرير ما إذا كانت الفطريات حية أو غير حية ولكنهم استخلصوا بالرغم من ذلك أنها مكونات أرضية أو نواقص لا تملك أى اتصالات حيوية بالأرض (لم يكن يعرف شىء عن الميسليوم بعد) . وساد اعتقاد عند اليونانيين (حوالى عام ٣٠٠ قبل الميلاد) أن الترافل تنشأ من الرعد ، ذلك لأن جيلا منها انساب مع محتويات الرعد ، والذي عند معاملته بالتسخين تثقب الأرض وتكونت الفطريات (Buller, 1914) . وحتى فى الوقت الحالى ، لا تزال الفطريات موضوعا غامضا ، رغم وجود إجابات بطريقة علمية بواسطة علماء الفطريات بدلا من التخمين كما كان الحال فى الماضى .

وبأسلوب مماثل ، كانت الفطريات موضوعا للفن ، الشعر ، والأدب منذ عصر اليونان والرومان القدامى . وبالعادة ، كانت الفطريات تعامل بحس كبير من الخوف ، ربما للإعتقاد بأنها "خميرة الشيطان فى الأرض" (كما عبر عن ذلك بواسطة الفيزيائى والشاعر Nicander حوالى عام ١٨٥ قبل الميلاد) ، وعرفت أنواع عديدة بأنها سامة . وعبر عن هذه الصورة فى مقطع من ترجمة لشعر Nicander «بعنوان أليكسيفارماتسا» (Buller, 1914) :

«لا تدع الشيطان يخمر الأرض حيث يسبب إنتفاخات عادة فى الأحشاء أو يؤثر فى الحلق ، فيؤلم الرجل ؛ فعندما ينمو أسفل تجويف القناة التنفسية ، فإنه ينفث سمومه ويتنفس بصعوبة من فمة ؛ فتخمر الشيطان هو ذلك ؛ والرجال عامة يسمون التخمر باسم الفطر» . وكان الاهتمام ببعض المجموعات المزرعية فى الفطريات على أساس اعتقادات دينية . فعلى سبيل المثال ، يرسم عيش الغراب

فى بعض معابد المايان الهيروجليفيه القديمه ، والتفسير المحتمل هو أنهم كانوا يقدسون عيش الغراب ويقدمون لها القرابين (Lowy, 1972) . وصنع المايان أيضا تماثيلا من حجر على شكل عيش الغراب . وهذه النحوت كانت بإرتفاع ٢٥ - ٥٠ سم . وهى عبارة عن ملامح بشرية (معظمها كان لنسوة حوامل) أو أشكال حيوانات مثل الضفدع (شكل ١٤٣) . ورغم أن هذه آثار حضارات قديمة ترجع إلى ١٠٠٠ - ٤٠٠٠ سنة مضت ، فإنها تشد انتباه علماء الآثار فى أوائل القرن الماضى وتكتشف فى جواتيمالا . وكانت القرابين تقدم أثناء احتفال دينى ويدخل فيها عيش الغراب الذى كان البعض منه يستخدم كمقعد (Lowy, 1971) .

وقد استخدمت الفطريات بواسطة الإنسان فى أغراض شتى منذ العصور القديمة . فقد اكتشفت بعض الكرات النافخة فى بعض الأبنية البريطانية القديمة التى تصل إلى ٢٠٠٠ عام مضت ، ويعتقد أنها كانت تستخدم لوقف نزيف الدم فى الجروح أو كضمادات (Wathling and Sdaward, 1976) . وقد استخدمت الكرات النافخة لهذا الغرض عصورا طويلة ، وحتى فى الزمن القريب وفى الحرب العالمية الأولى كانت تستخدم فى تضميد الجروح عند نقص الضمادات الطبية . وحاليا فى نيجيريا ، تعتبر الفطريات هامة جدا لقبيلة "يوروبا" ، الذين يملكون مزرعة غنية بالفطر كعادة شعبية (Oso, 1975, 1976, 1977 a, 1977 b) . وهؤلاء الناس يستخدمون الفطريات المختلفة كغذاء ؛ للأغراض الطبية ؛ كفرشاة أسنان ؛ فى الأغراض السحرية (مثل استخدامها لجعل شخص يختفى فى مواجهة الخطر) أو فى مواد تنظيف السلاح ، مثل القوس ، السهم .



شكل (١٤٢) : عيش غراب حجرى يصور ملامح مختلطة بين انسان وحيوان ذو مخالب عند القاعدة .
الارتفاع ٢٩٥ سم وقطر القلنسوة ١٦٥ سم .

الفطريات كغذاء للإنسان Fungi as Food for Humans

إن واحدة من الأهتمامات السائدة التى اختص بها الإنسان الفطريات هى استخدامها كغذاء . وكان اليونان والرومان القدامى مغرمين بالترافل ، عيش الغراب ، والكرات النافخة ، وكانت لذيذة الطعم لدرجة أن الأغنياء كانوا يختصون أنفسهم بها . وتعطينا المنشورات الرومانية القديمة طريقة إعداد الترافل (Buller, 1914) :

... قطع ، إغلى ، أخلط بقليل من الملح ، قطع قليلا من الترافل ، ضعها فى الفرن ، ثم ضعها فى إناء طهى مع قليل من الزيت ، ضع التوابل ، ونبيذ حلو مغلّى ، ونبيذ غير مخلوط ، فلفل أسود وعسل ؛ أثناء الغليان قلب مع وضع دقيق ناعم ، صب الأطباق وقدمها .

ورغم أن طرق التحضير قد تغيرت بالوقت ، فإن لذة الفطريات لم تتغير فى الطعم .

وتشمل الفطريات التى تجمع للغذاء الترافل ، المورييلات ، عيش الغراب ، الكرات النافخة ، أنواعا من جنس *Clavaria* ، وعديدات الثقوب غير الخشبية . ويحتمل أن تكون الترافل هى أكثرها تفضيلا ، وتجمع فى فرنسا بالاستعانة بكلاب الصيد أو الخنازير التى تقف عند المناطق التى توجد بها الثمار الأسكية للترافل تحت الأرض . وتباع الترافل أيضا بصورة طبيعية فى أسواق شمال أفريقيا والشرق الأدنى .

زراعة الفطريات Cultivating of Fungi

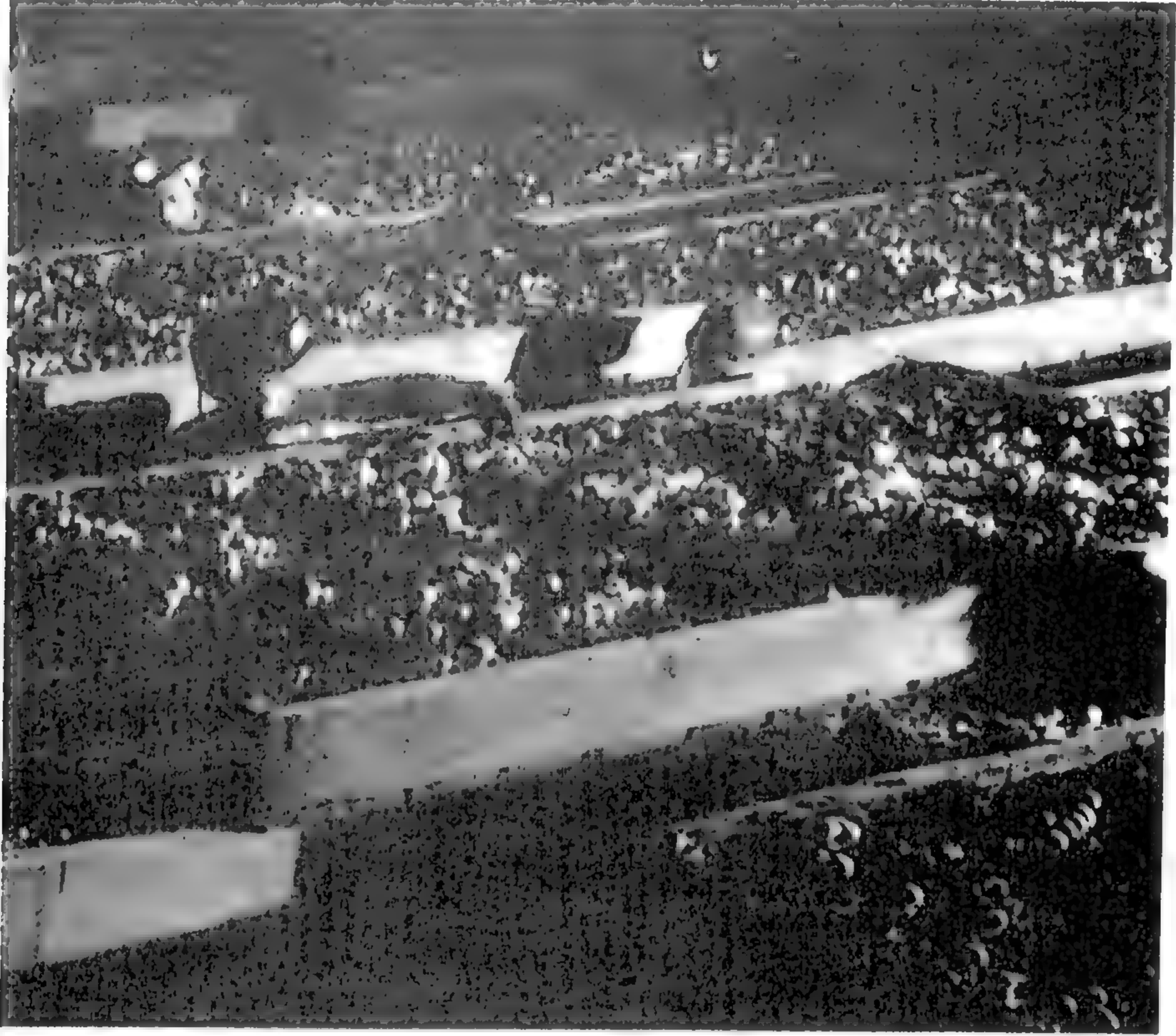
تتضمن الفطريات التى تزرع للغذاء فى الشرق أنواعا مختلفة من عيش الغراب والفطر الجيلاتينى *Auricularia* . وتزرع الترافل فى فرنسا ؛ توضع جراثيم الترافل فى الأرض التى تنمو فيها أشجار البلوط ، ثم تجمع أعداد كبيرة من الثمار الأسكية مؤخرًا . ونوع واحد فقط ، هو الفطر *Agaricus brunnescens* ، هو الذى يزرع على مستوى تجارى فى الولايات المتحدة . وفطريات عيش الغراب بها بروتين أعلى من خضروات وفواكه كثيرة ، حيث أن حوالى ٣٪ - ٤٪ من وزنها الغض يكون بروتينيا . كما أنها أيضا مصدرا جيد

للمواد الغذائية التالية للإنسان : الدهن ، الفوسفور ، الحديد ، الثيامين ، الريبو فلافين ، والنياسين . كما أن الفطر *A. brunnesens* عالى المحتوى أيضا من حمض الأسكوربيك (Chang, 1980) .

وقد زرع عيش الغراب التجارى *A. brunnesens* فى البدرومات (غرف تحت الأرض) ، المناجم ، والكهوف . ويفضل أن يزرع فى أبنية خاصة بدون نوافذ ترتب فيها رفوفا كمهد له (شكل ١٤٤) . وتفضل مثل هذه الأبنية لأن درجات الحرارة ، الرطوبة ، والتهوية يمكن التحكم فيها بسهولة .

والطبقة التحتية التى ينمى عليها عيش الغراب هى الكومبوست compost التى تحضر من روث الخيل والقش . يوضع روث الخيل فى حفر عميقة (ارتفاعها حوالى ٣ متر) ويسمح له بالدخول فى عمليات التخمر الطبيعى والتى من خلالها تستهلك البكتريا والفطريات السكريات ، النشا ، والهيميسليلوزات وتترك خلفها اللجنينات والسليولوزات المقاومة للتحلل . كما تتجمع أثناء ذلك مركبات نيتروجينية ذائبة كنتيجة لتمثيل النيتروجين بالميكروبات . وعند نهاية هذا الطور من التحلل ، يقدم الكومبوست كبيئة تلائم نمو الفطر *A. brunnesens* الذى يعتمد بصفة خاصة على التركيز العالى من اللجنين والمركبات النيتروجينية الغير ذائبة . وفى العادة لا تستطيع فطريات أخرى المنافسة إذا أصبح الفطر *A. brunnesens* ناميا .

وبعد تجهيز الكومبوست ، فإنه يوضع فى صناديق ذات أرضية مسطحة وتحفظ على درجة حرارة ٥٥°م لمدة أسبوع للتخلص من الحشرات ؛ وبعد ذلك تزرع ببذور عيش الغراب أى اللقاح "spawn" . وبذور عيش الغراب هى مزرعة نقية من ميسليوم يشق عادة من جراثيم بازيدية نابطة تحت ظروف المعمل فى



شكل (١٤٤) : زراعة عيش الغراب تجاريا .

زجاجات على بيئة من حبوب الشعير ، الردة ، أو بعض المواد المماثلة الأخرى . وبعد وضع اللقاح فى الكومبوست ، تنثر طبقة ضحلة من التربة فوق الكومبوست . وهذه الطبقة الغطاءية ضرورية للحصول على محصول وفير من الثمار البازيدية ، ربما لأنها تمد بطبقة بها نقص غذائى فلا تشجع النمو الخضرى وتشجع الطور التكاثرى . الميسليوم من البذور وينتشر خلال الطبقة التحتية كلها . ويتأثر معدل نمو الميسليوم بالمحتوى الرطوبى للطبقة التحتية ،

درجة الحموضة ، ودرجة الحرارة ، وهذه جميعا يجب التحكم فيها بدقة ، وكل من الدرجة المثلى للمحتوى الرطوبى ودرجة الحموضة يختلفان بالتركيب الخاص للكومبوست المستخدم ، فى حين تكون درجة الحرارة المثلى هى ٢٥° م ، ونطاق النمو الحرارى هو بين ٢° م ، ٣٣° م . أما نطاق درجة الحرارة الذى تتكون فيه الثمار البازيدية فهو أضيق ، إذ تكون بين ٧° م ، ٢٤° م . ويفضل الزراع التجاريين درجات الحرارة بين ٩° م ، ١٣° م لأن عيش الغراب يكون أكثر ثباتا وأقل عرضة للمرض أو المهاجمة بواسطة الحشرات عندما ينمو فى هذا النطاق الحرارى . ويجب أن تظل الرطوبة النسبية بين ٧٠ ٪ ، ٨٠ ٪ ويجب استمرار التهوية لأن زيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء أكثر من ١ ٪ سيوقف نمو عيش الغراب (خاصة القلنسوه) ، وتتجمع هذه الكمية من ثانى أكسيد الكربون كنتيجة لتنفس ميسليوم الفطر والبكتيريا فى بيت عيش غراب إذا أغلق لمدة أطول من ٢٤ ساعة .

وبالبكتيريا والفطريات يمكنها أن تسبب أمراضا لعيش الغراب وتحد من زراعته الناجحة . وتشمل أمراض الفطر مرض الرغوة (المتسبب عن الفطر *Mycoogone perniciosa*) ، التبقع البنى (المتسبب عن الفطر *Verticillium*) ، المبيض (المتسبب عن فطر من جنس *Dactylium*) ، والتسقيط (المتسبب عن جنس *Fusarium*) . ويمكن مقاومة هذه الأمراض بتبخير بيوت عيش الغراب بين المحاصيل والمحافظة على نظافة المكان والأماكن المحيطة .

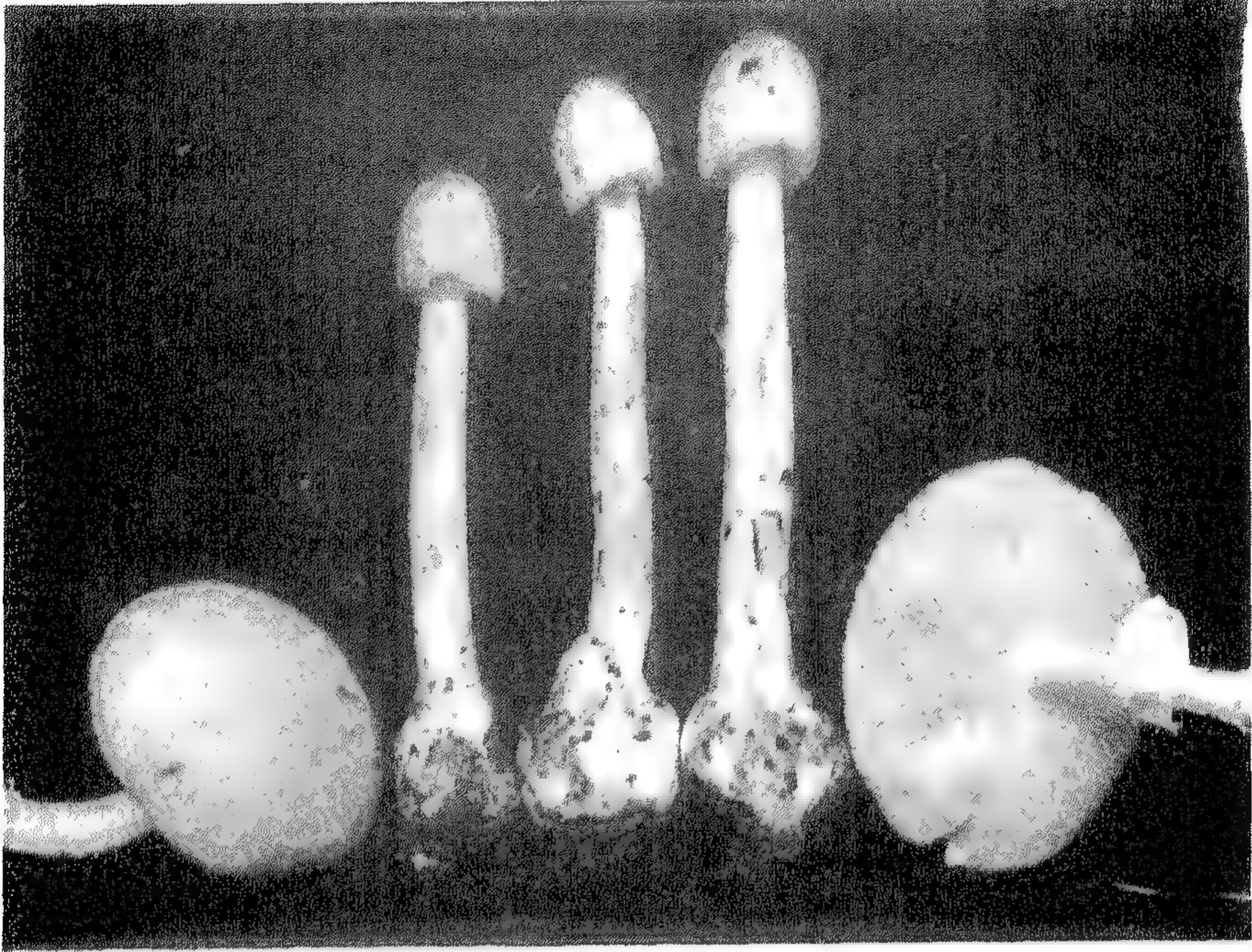
الضطريات السامة Poisonous Fungi

من سوء الحظ أن يتناول شخص عيش الغراب ويبلغ معدته ثم يتضح بعد ذلك أنه سام . وقد خشى الإنسان عيش الغراب السام لقرون ، مع وجود بعض السجلات المبكرة من اليونانيين والرومان . ففي القرن الخامس قبل الميلاد سجلت بعض حالات تسمم بعيش الغراب كحوادث صدفة . وليست جميع حالات التسمم بعيش الغراب بالصدفة على أى حال . فقد أغتيل الإمبراطور الرومانى القيصر كلاودياس Claudius Caesar بواسطة زوجته أجربينا Agrippina (٤٤ هـ بعد الميلاد) ، والتي سممت طبقه المفضل من عيش الغراب ، ربما عن طريق إضافة عيش الغراب السام *Amanita phalloides* (Wasson and Wasson, 1957) . وكذلك قتل رئيس حرس نيرون وعدد من الضباط الآخرين فى احتفال بتقديم إليهم أطباقاً أضيف إليها فطر مسمم . وفى المحاولات الأولى لتصنيف الفطريات قسم الكاتب الطبيب اليونانى Dioscorides فى القرن الأول بعد الميلاد - قسم - الفطريات إلى أصناف صالحة للأكل وسامة . وقد أتبع هذه النظام مؤخرًا بواسطة علماء الحشائش (Buller, 1914) .

والخط الفاصل بين الفطريات السامة والغير سامة يكون دائماً بسيطاً . وتسبب بعض الفطريات عدم استقرار بسيط فى الأمعاء (مغصّة) بسبب حساسية بعض الأفراد (مثل الحساسية لبعض الأطعمة كالشيكلاته ، البيض ، أو الفراولة عند بعض الأفراد) ، أو بسبب تلف عيش الغراب نفسه . وبعض الأنواع الفطرية العديدة يجب إعتبارها "خطرة" حيث أنها سامة لأفراد كثيرين ، رغم أن البعض يأكلها دون أى تأثيرات مرضية تذكر ؛ وربما يكون أفضل مثال لذلك هو ستيك الموريللات - *Helvella esculenta* - الذى يعتبر لذيذ الطعم عند العديد من

البشر ولكنه أيضا يسبب هلاكا لآخرين . وبعض الفطريات مثل عيش الغراب ذو القبعة الحبرية *Coprinus spp.* أو *Clitocybe clavipes* تجعل الضحية تتلوى ألما إذا أكلت مع الكحول ولكن ليس لها تأثير إذا أكلت وحدها . وفى الولايات المتحدة ، يعتبر الموت بسبب التسمم بعيش الغراب منخفضا نسبيا ، بمعدل حوالى ٥٠ حادثة سنويا (Block et al., 1955) . ولكن ٩٠ ٪ من هذه الحالات تعزى إلى استهلاك أنواعا من جنس *Amanita* (شكل ١٤٥) ، وبصفة خاصة النوع الأبيض *Amanita phalloides* ("ملاك الموت" : the death angel) والأفراد وثيقة القرابة مثل *A. virosa* ، *A. verna* . وهذين الفطرين الآخرين سامين بصفة عامة ، وكمية بسيطة جدا تصل إلى ١ سم مكعب سوف تسبب الموت (Bessey, 1950) .

وقد شاع اعتقاد بأن الأنواع السامة ستؤدى إلى إسوداد العملة الفضية أثناء الطهى ، وأن هذه الأفراد السامة ذات رائحة كريهة ، أو أن الفطريات السامة يمكن تقشيرها بسهولة بعكس غير السامة . ولكن هذه الاختبارات ليست دقيقة ، خاصة أنه لا توجد فروقا واضحة بين الفطريات "السامة" و "المأمونة" لأن أنواعا عديدة تؤثر على الإنسان بصور مختلفة . فإذا أراد شخص أن يجمع فطريات لاستهلاكها ، فإن الطريقة الوحيدة الآمنة التى يجب أن يتبعها هى أن يتعلم كيفية تعريف الأنواع فى الحقل ، وأن يستهلك تلك المعروفة عموما بأنها غير سامة ، ثم يأكل أولا كمية بسيطة فقط كاختبار حساسية شخصية للنوع .



شكل (١٤٥) : الفطر *Amanita bisporigera* ، أحد أفراد عيش الغراب البيضاء المميتة .

المظاهر الإكلينيكية للتسمم الفطري

Clinical Aspects of Fungus Poisoning

إن عددا كبيرا من الفطريات سام ، وبالتحليل ، وجد أن السموم تختلف كيميائيا وأحيانا تكون فردية للنوع الفطري الواحد (Benedict, 1972) . وبالرغم من أن النوع الفطري قد تنتج أعراضا خاصة به ؛ فإن تأثيرات هذه الفطريات تكون مشابهة بصفة عامة . ولمساعدة الطبيب الذي لم يأخذ عينة من الفطر أو تعريفا محدداً له في حالات التسمم المفاجيء ، فإن الخطة التصنيفية لمثل هذه

الحالات السريعة توضع على أساس تشابه الأعراض الناتجة من التسمم . ورغم أن هذه الخطط تختلف من عالم لآخر (مثل Lincoff and Mitchell, 1977; Benedict, 1972) ، فإن المجموعات الثلاثة الرئيسية التى ستناقش أسفل هى المعروفة عموما :

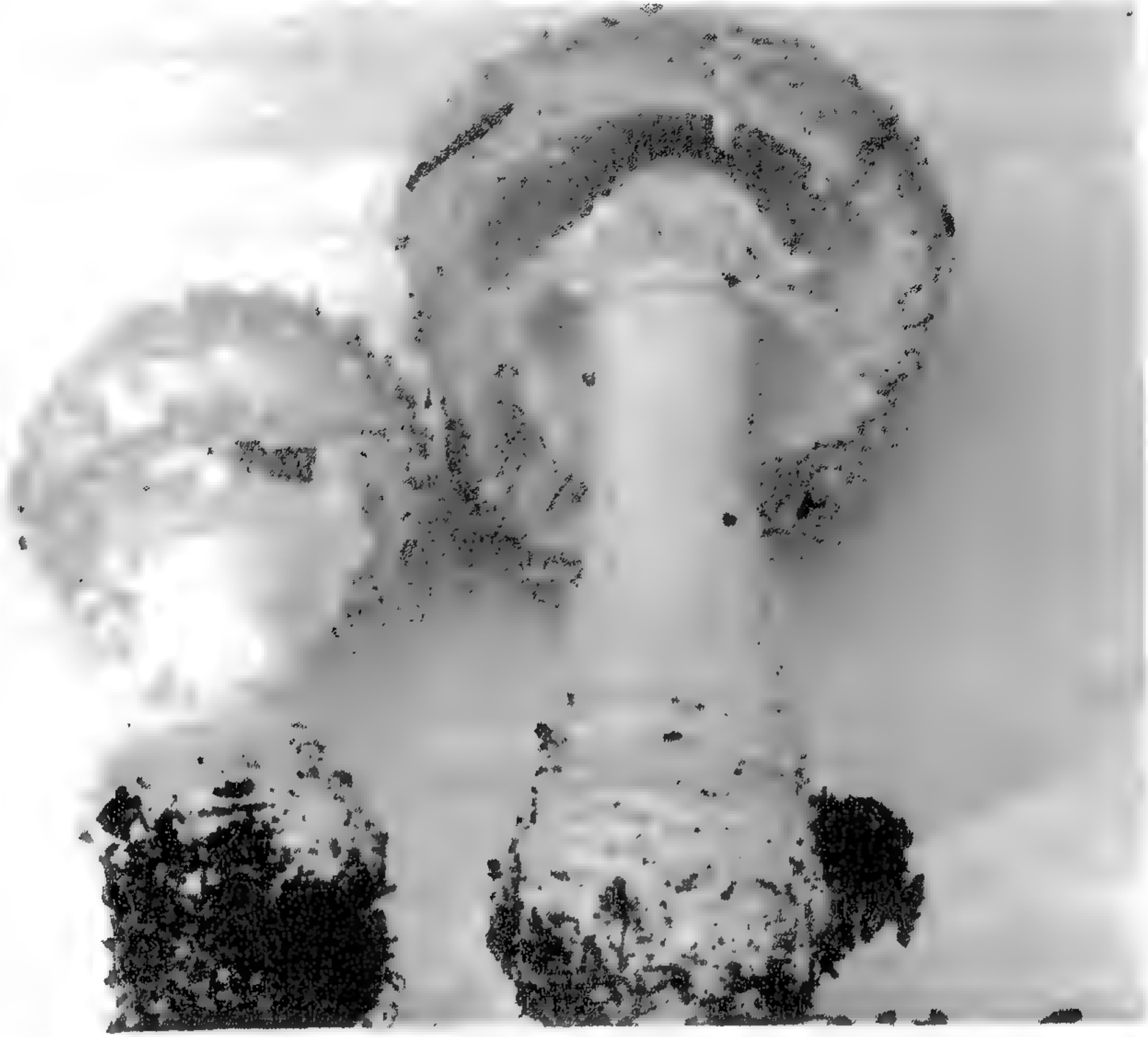
الفطريات المؤثرة على القناة الهضمية Fungi Affecting the Gastrointestinal Tract : إن فطريات مثل *Lactarius* ، *Russula* ، *Boletus* ، *Chlorophyllum molybdites* ، *Entoloma lividum* يحدث عنها حساسية لأفراد دون غيرهم . والأعراض عبارة عن الشعور بألم ، قىء ، وإسهال ، والتى تختلف فى شدتها ولكنها تنتهى فى نفس اليوم تقريبا . وعمليا لا يوجد موت من هذا الطراز من التسمم رغم أن الشخص المسن أو الضعيف يمكن أن يصادفه . وفى جموعة الفطريات هذه ؛ توجد معرفة قليلة عن أصل السموم ، وأكثر من ذلك ، فليس معروفا هل التلف الجزئى للثمرة البازيدية أو اختلاف السلالات هى التى تؤثر على السمية (Lincoff and Mitchell, 1977) .

الفطريات المؤثرة على الجهاز العصبى Fungi Affecting the Nervous System : إن الفطريات التابعة لهذه المجموعة هى تلك التى تظهر حساسية للكحول (*Coprinus* spp. ، إلخ) ، *Amanita muscaria* ، وفطريات الهلوسة .

والفطر ذو القبعة الحبرية ، *Coprinus atramentarius* ، يحتوى على سم يشتق من الحمض الأمينى جلوتامين - يسارى . ويعطى هذا السم أعراضا تشبه تلك المتسببة عن ديسولفيرام (Antibuse®) ؛ وهى ترتبط بالموليبدينوم ، توقف عملية نزع الهيدروجين من الأسيتالدهيد ، وتحد من أيض الإيثانول عند

مرحلة الأسيتالدهيد . وتظهر الأعراض بعد حوالي ٥ - ١ ساعة من شرب الكحول إذا كان عيش الغراب قد أكل خلال ٤ أو ٥ أيام مضت أو في نفس الوقت مع الشراب الكحولى . وتشمل الأعراض احمرار الوجه والعنق ، بروز وانتفاض عروق الرقبة ، الاحساس بانتفاخ (تورم) اليدين والقدمين ، وألم فى الصدر غالبا . يأتى بعد ذلك الشعور بالألم ، العرق ، ثم القيء . يحدث الشفاء فى الحال وتنتهى الحالة خلال ٢ - ٤ ساعات (Lincoff and Mitchell, 1977) .

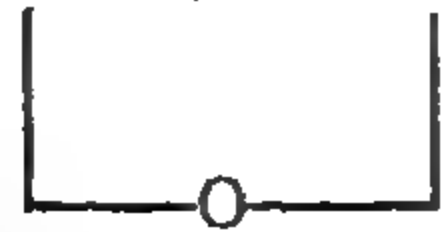
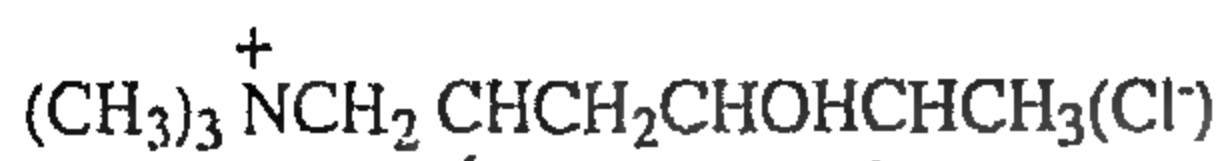
والفطر *Amanita Muscaria* الأحمر أو الأصفر (شكل ١٤٦) مسئول عن عدد كبير من التسممات الفطرية . وتشتهر معرفة هذا النوع بعيش غراب الذباب لأنه أستخدم فى العصور السابقة لقتل الذباب (كانت القلنسوات تحضر إلى البيت ، ترش بالسكر لجذب الذباب الذى يموت فوقها) . وأصل السم يتبع الأمينات مسكارين ومسكاريدين (شكل ١٤٧) . ويمكن أن يوجد المسكارين أيضا بكميات كبيرة فى فطريات أخرى ، متضمنة الأنواع المختلفة من جنسى *Clitocybe* ، *Inocybe* . وبعد تناول غذاء من الفطر *A. muscaria* أو الأنواع الأخرى المحتوية على المسكارين ، فإنه توجد فترة تخفى من ١ - ٦ ساعات قبل ظهور الأعراض ، وتتضمن الأعراض سيولة اللعاب ، الشعور بالألم ، القيء ، ألم البطن ، الضمأ الشديد ، والبراز المخاطى الدموى . يزيد التنفس فى البداية ، ولكن بعد ذلك يصبح بطيئا . وفى البداية ، تتشابه الأعراض مع تلك المتسببة عن حالة تسمم كحولى حادة ، حيث يتأرجح المصاب ، قد يفقد بعض حواسه ويصبح مشدوها ، ثم يبدأ فى الهلوسة ، وحالات الجنون والذهشة ، كما يمكن أن يحدث الاهتزاز بصورة سريعة . وفى الحالات الشديدة تحدث الوفاة لتوقف التنفس . وتحدث الوفاة لأقل من ١ ٪ من حالات التسمم بالفطر *A. muscaria* ، ولكن المعدل قد يرتفع ويبلغ ٦ ٪ إلى ١٢ ٪ فى حالات التسمم بالفطر *Clitocybe dealbata* أو



شكل (١٤٦) : الفطر *Amanita muscaria* .

الفطر *Inocybe fastigiata* . ومعظم حالات الوفاة هذه تحدث للأطفال الذين يعانون من أمراض القلب أو الرئتين (Lincoff and Mitchell, 1977) .

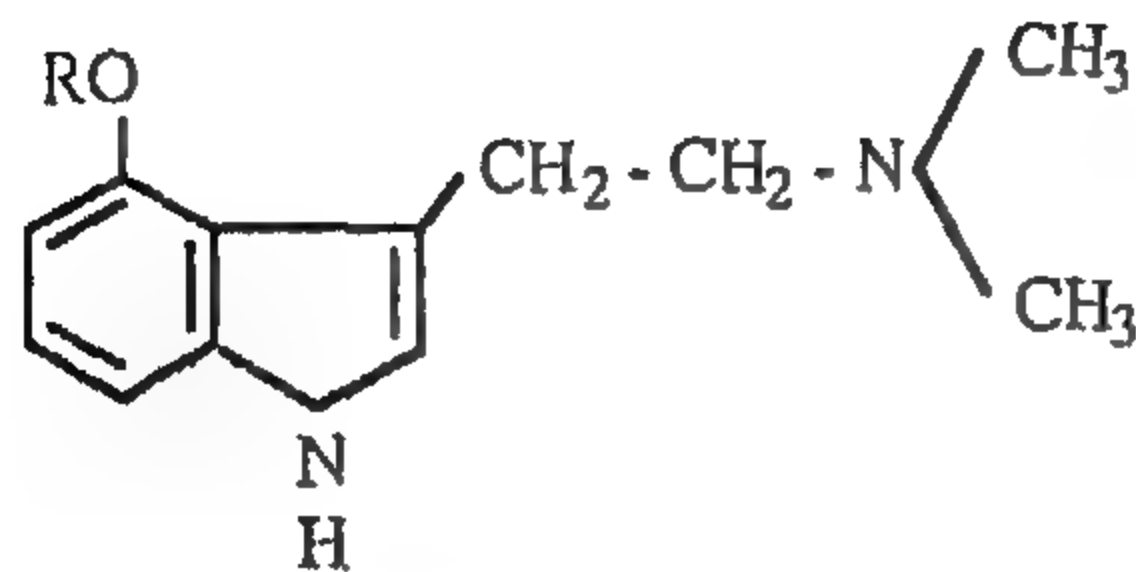
وتناول الفطر *A. muscaria* أو فطريات عيش الغراب الأخرى المحتوية على المسكارين ليست قاتلة عادة لأن الأعراض تبدأ فى الظهور سريعا ، وتشمل الأعراض المبكرة عادة القيء والإسهال اللذان يمنعان الامتصاص الأكثر للسم خلال الأمعاء . ويعالج التسمم من هذه الفطريات بأدوية تؤدى للقيء ، غسيل المعدة ، وأى علاج يؤدى إلى تنظيف القناة الهضمية . ويمكن أن تضاف أى أدوية عسر هضم إليها أيضا .



Muscaridine مسكاردين

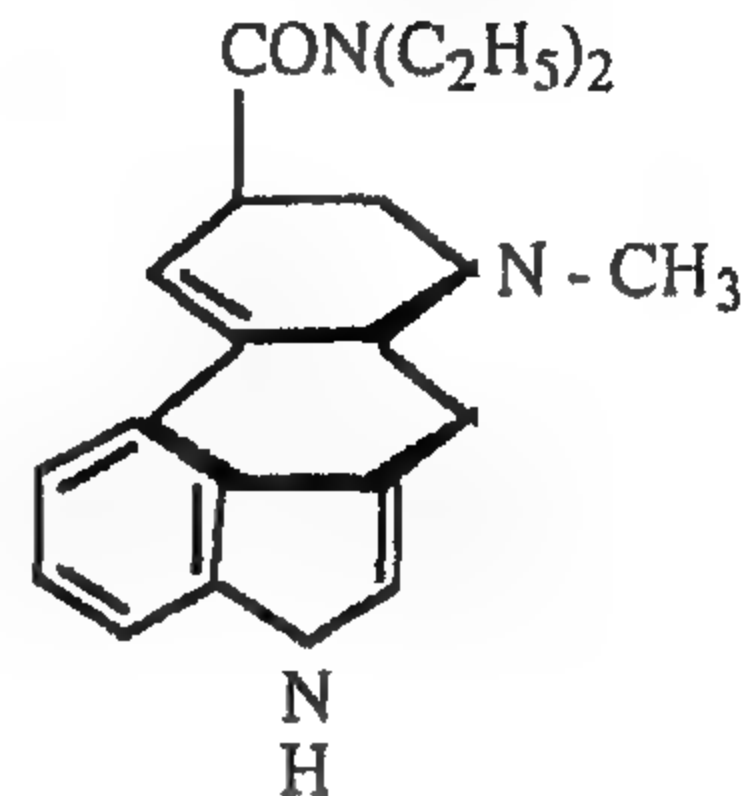


Muscaridine مسكاردين



Psilocin, R = H سيلوسين

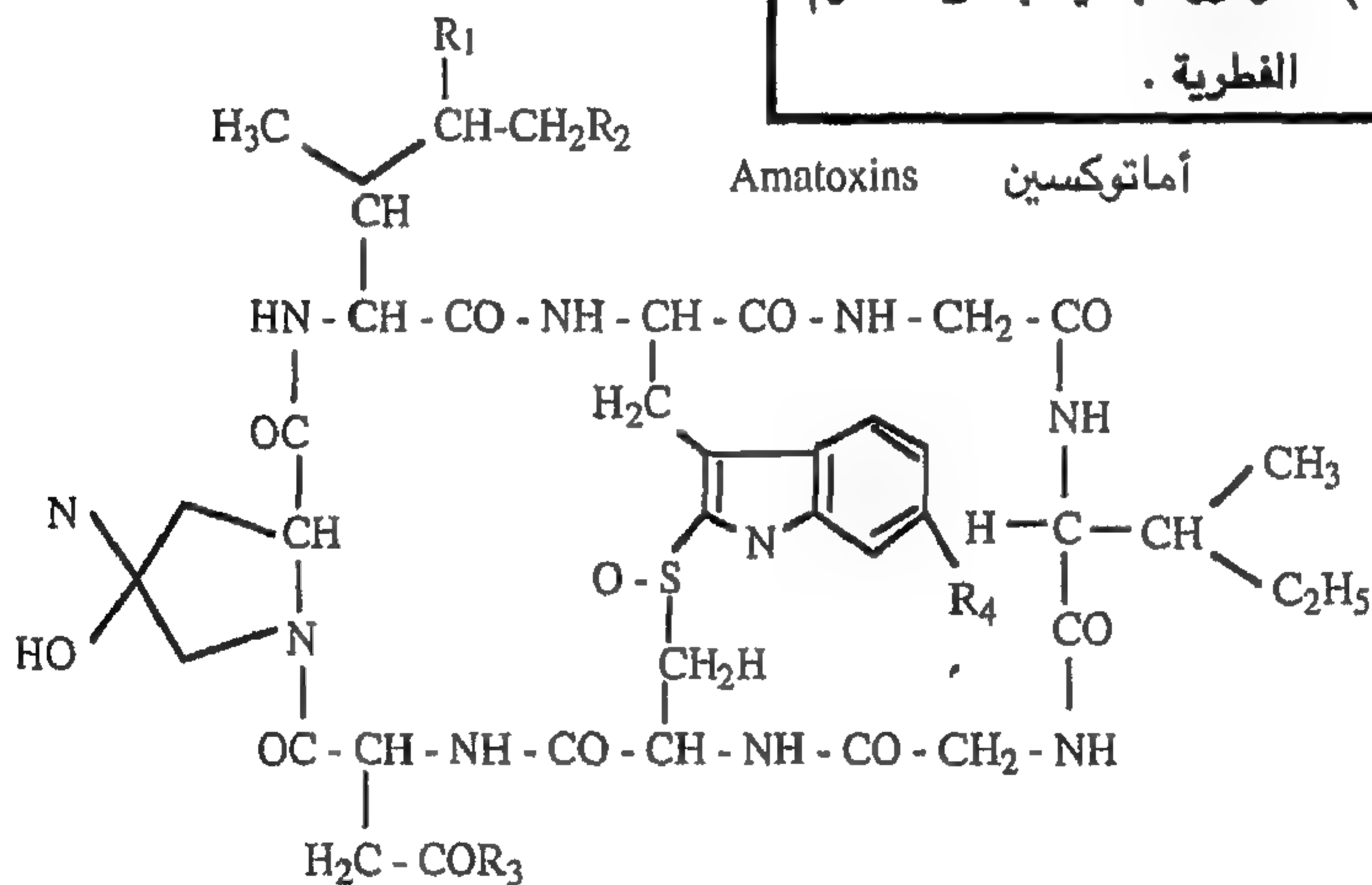
Psilocybin, R = PO₃H₂ سيلوسيبين



LSD

حمض داي ميثيل أمين ليسيريك

شكل (١٤٧) : الرموز البنائية لبعض السموم الفطرية .



Amatoxins أماتوكسين

		R ₁	R ₂	R ₃	R ₄
a	α - Amanitin	OH	OH	NH ₂	OH
b	β - Amanitin	OH	OH	OH	OH
c	γ - Amanitin	H	OH	NH ₂	OH
d	Amanin	OH	OH	OH	H
e	Amanulin	H	H	NH ₂	OH

فطريات الهلوسة Hallucinogenic Fungi : تؤثر عدة فطريات على الجهاز العصبى بطريقة يحس فيها الفرد بعدم تمييز المناظر أو الأصوات (الهلوسة) . والفطر *Amanita muscaria* هو أحد فطريات الهلوسة هذه ؛ وهو يؤكل فى احتفالات الشراب بواسطة بعض قبائل سيبيريا فى منطقة (كامكاتكا Kamchataka) . ويوجد استخدام مشابه لفطريات هلوسة أخرى فى الطقوس الدينية بين أناس يتوزعون على مساحة جغرافية كبيرة (من شمال أوروبا ، شرقا حتى سيبيريا ؛ وجنوبا حتى بورنيو ، نيوغينا ؛ غربا حتى بيرو) .

وقد استخدم هنود المكسيك فطريات عيش غراب الهلوسة (حيث أنهم يعتقدون أنه مقدس) منذ الوقت الذى تم فيه تتويج مونتيزوما Montezuma عام ١٥٠٢ ، وهو تاريخ أول تسجيل . (والهيروغليفيه ونحت حجر عيش الغراب المذكورين سابقا يحتمل أن تكون لها صلة بهذه العملية) . ورغم أن هنود المكسيك يستخدمون فطر الهلوسة فى الطقوس الدينية لعدة قرون ، فإنهم حرسوا سرهم جيدا لدرجة أن أعدادا قليلة من البشر (دائما رسل) هم الذين عرفوا عمليتهم حتى عشرات سنين مضت فقط . وفطريات عيش غراب الهلوسة هى أنواع من جنس *Psilocybe* (شكل ١٤٨) وتستخدم أثناء الطقوس الدينية عندما يجب حل مشكلة خطيرة خلال جلسة الاعتراف . والمواد الفعالة فى عيش غراب الهلوسة هى مشتقات الإندول ؛ سيلوسيبين وسيلوسين (شكل ١٤٧) . ورغم أن سيلوسيبين يوجد بكميات أكبر من سيلوسين ، إلا أن كليهما يظهر نفس التأثير . كما توجد سموما أخرى وثيقة الصلة فى أنواع من جنس *Psilocybe* وكذلك فى فطريات عيش غراب أخرى ، ومنها اليابانى "عيش غراب الضحك laughing mushroom (*Panaeolus papilionaceus*) ، الذى يسبب الضحك للضحية السعيدة .



شكل (١٤٨) : أحد فطريات عيش غراب الهلوسة ، *Psilocybe strichper* .

وأفراد من المزارعين الغربيين ذوى خبرة دائمة فى الهلوسة المتسببة عن LSD (حمض ليسيرجيك يمينى مع داي ميثيل أمين) . والأرجوت ergot هو أحد المصادر الطبيعية لمادة LSD ، وسيناقش بصورة كاملة فيما بعد .

وفطر عيش غراب الهلوسة تنتج مادة سيلوسيبين النقية ، ومادة LSD وجميعها تنتج تأثيرات متشابهة عندما تستهلك . فهي تعطى احساسا

بالسعادة ، حالة حاملة حيث يشعر الشخص بأن الجسد ثقيل ولكن الحس يكون رقيقاً فوق العادة أو مرهفاً . يفقد الاحساس بالزمان والمكان ، كما توجد تغيرات فى الخوف على النفس . ورؤية أشياء ملونة وموضوعات تبدو وكأنها تملأ الفضاء وتمر راقصة فى تتابع لا نهائى . وجميع الحواس الأخرى (السمع ، اللمس ، التذوق ، الشم) تبدو حادة جداً لتنتج شعوراً من الذاكرة وكأنه حقيقى .

وأقل من ١٪ من حالات التسمم بفطريات الهلوسة قاتلة . ويشمل العلاج تفريغ القناة الهضمية كما ذكر فى تسمم المسكارين ، وإعطاء أدوية تنظيف المعدة .. (Lincoff and Mitchell, 1977)

الفطريات المسببة لتعطيم الخلية Fungi Causing Cell Destruction :

إن الفطريات التى تحتوى على سموم للدم تستطيع تعطيم كرات الدم الحمراء مثل الفطر *Helvella esculenta* ، أنواع من جنس *Galerina* ، والفطر *Amanita phalloides* والنوعين وثيقى الغرابية به *A. virosa* ، *A. verna* .

وفطريات أمانيتا *Amanitas* هى ذات اهتمام خاص هنا ، حيث أنها مسئولة عن معظم حالات الموت (أكثر من ٩٥ ٪) التالية لتناول عيش الغراب كطعام ؛ ومعدل الموت بعد تناول هذه الفطريات يكون أكثر من ٥٠ ٪ ويبلغ إلى ٩٠ ٪ . يحتوى الفطر *A. phalloides* على عدة سموم تقسم إلى عائلتين ، الفالوتوكسينات *the phallotoxins* والأماتوكسينات *the amatoxins* ، التى تحتوى على الأقل على خمسة أو ستة أفراد على التولى . وهذه السموم هى سيكلوببتيدات وبها رابطة كبريتية تربط نواة الأندول مع التريببتوفان وحمض أمينى هيدروكسى . وتختلف الفالوتوكسينات فى التفاصيل الكيميائية الحيوية

لتركيبها وفي طريقة فعلها . فالفاللوتوكسينات تؤثر سريعا والجرعة الكبيرة تسبب موت الفأر خلال ساعة واحدة . أما الأماتوكسينات فهي أبطأ كثيرا في تأثيرها وتحتاج لأكثر من ١٥ ساعة لكي تفرز تأثيراتها المميتة ، ولكنها ذات سمية حوالى ١٠ - ٢٠ ضعف بسمية الفاللوتوكسينات . والأماتوكسينات هي من بين أكثر السموم القاتلة المعروفة ، والجرعة من ٥ - ١٠ ملليجرام فقط تقتل الرجل البالغ . ولأن الفاللوتوكسينات قد لا تمتص في القناة الهضمية وبسبب السمية العالية للأماتوكسينات ، فقد اعتقد أن الأماتوكسينات هي المسئول الرئيسى عن الموت فى التسمم الأمانيتى . وأحد الأماتوكسينات (أمانيتين) يتدخل فى نسخ الحمضين النوويين DNA , RNA إذ يثبط فعل RNA - بوليميريز (Lincoff and Mitchell, 1977; Wieland and Wieland, 1972) .

وبعد تناول الفطر *A. phalloides* ، توجد فترة كمون تتراوح بين ١٠ - ١٢ ساعة والتي يكون الفطر خلالها قد هضم كلية وأن غالبية سمه قد أمتصت . وخلال هذا الوقت ، تصل السموم الكليتين والكبد ثم تبدأ تحطيمها غير عكسى لهذين العضوين ، ولكن الضحية لا تظهر عليها أية أعراض خارجية . وتبدأ الأعراض بالآلام حادة فى البطن ، قىء ، وإسهال . وقد يصبح المصاب فاقد الراحة ، فيعانى من الألم والدهشة والهلوسة ، ثم يسقط فى النهاية . يزيد معدل تكسر خلايا الدم . وبعد ٣ إلى ٤ أيام تظهر أعراض الصفراء ، وكذلك خلل كلوى وتسمم ، وإلتهاب الكبد الوبائى حيث يتضخم الكبد ، يصبح أحمرًا قاتمًا ، ومتكسرا جدا بسبب التجمع الزائد للدم فيه . وتحدث الوفاة بسبب تحطم خلايا الكبد بعد ٢ - ٤ أيام من تناول عيش الغراب السام . وبالإضافة إلى تحطيم الكليتين والكبد ، يحدث أحيانا تحطم للقلب ، والعضلات .

ولعلاج تسمم *A. phalloides* يجب تفريغ سريع لمحتويات القناة الهضمية أثناء فترة الكمون ، إعطاء منشطات للقلب فى حالة الفشل الدورى ، إعطاء سوائل مثل محلول الجلوكوز ، وإعطاء دم فى حالة الفشل الكلوى . والحقن فى الوريد بحمض ثيوكتيك مع الجلوكوز قد يؤدى إلى إنقاذ حياة الإنسان (Lincoff and Mitchell, 1977) .

الفطريات وتصنيع الغذاء Fungi and Food Processing

بالإضافة إلى أكلها المباشر بواسطة الإنسان ، تستخدم الفطريات فى تصنيع الكثير من الأغذية . وهذه تشمل الإنتاج العالمى من الخبز ، الخمور ، البيرة ، والجبن . واستخدام الفطريات فى تصنيع الغذاء وصل إلى أكبر تنوع له فى الشرق ، خاصة اليابان ، حيث تنتج أنواعا مختلفة من الغذاء .

الخبز والمشروبات الكحولية Bread and Alcoholic Beverages

إن أكثر أنواع الغذاء انتشارا وأستهلاكا هو الخبز الذى يصنع بمساعدة الفطريات وكذلك المشروبات الكحولية ، واللذان ينتجان منذ قرون . وتتضمن المشروبات الكحولية البيرة ، النبيذ ، الويسكى ، والمشروبات المخمرة الأخرى ، مثل الساكى الذى يصنع فى اليابان . وأصول صناعة الخبز والمشروبات فقدت فى العصور القديمة ، ولكن من المعروف أن الساموريين قد أنتجوا بيرة مكونة من خبز مرطب متخمّر قبل عام ٧٠٠٠ قبل الميلاد . كما صنع المصريون أيضا هذا "بيرة الخبز" ، واعتبروها هدية مقدسة من أوزيريس ، إله الموتى . وهم أيضا أول من صنع الخبز الأسفنجى . وكل من صناعة الخبز وعمل البيرة قد عرفا مؤخرا بواسطة اليونانيين والرومان . وأجريت عدة تعديلات فى طريقة صناعة البيرة منذ

ذلك الوقت . فمثلا ، أستخدم نبات حشيشية الدينار hop كمادة لتصنيع البيرة منذ العصور الوسطى فقط (Stewart, 1974) . وكل من الخبز والمشروبات الكحولية احتل مكانا مرموقا منذ القدم : فالخبز يعتبر عادة "قوام الحياة" ، والخمور عادة كان لها دور فى الطقوس المسيحية .

ولإنتاج كل من الخبز الأسفنجى والمشروبات الكحولية تستخدم الخمائر وهى أفراد من الفطريات النصف أسكية وغالبا تكون سلالات من الفطر *Saccharomyces cerevisiae* ، وكما ذكر فى الفصل الثانى ، فإن الخمائر تخمر الجلوكوز وتنتج كحول الإيثايل وثانى أكسيد الكربون :



ويستغل الخباز فرصة إنتاج غاز ثانى أكسيد الكربون لجعل خبزه ذو ثقوب وخفيف البناء ، بينما يعتمد صانع البيرة وصانع الخمور على إنتاج كحول الإيثايل لصناعة المشروبات المتميزة . وخلايا الخميرة المنتجة أثناء عملية التخمير يمكن أن تؤخذ وتجفف لتستخدم كمصدر غذائى للبشر أو كعليقة للقطعان .

الخبز Bread : يستخدم الخباز أقراص خميرة مضغوطة أو خميرة نشطة جافة . ويبدأ الإنتاج التجارى لخميرة الخباز باختيار السلالة المناسبة من الفطر *Saccharomyces cerevisiae* ، والتي تتطلب النمو فى وسط هوائى ، وتنتج الكثير أثناء تنميتها فى المولاس ، وثباتها أثناء التخزين . تنمى السلالة المنتخبة فى خزانات كبيرة مغلقة ومعقمة ، تحتوى على حوالى ٢٥٠٠٠ إلى ١٩٠٠٠٠ لترا من المولاس المخفف ، المعادن والفيتامينات اللازمة ، ومصدر نيتروجين أمينى . تستمر عملية التنمية حوالى ١٢ ساعة ، تبقى الخزانات أثناءها عند درجة حرارة

٣٠ م ، ودرجة حموضة محددة ، ويضاف بإستمرار المولاس والمعادن لدعم نمو الخلايا الجديدة . ومن المهم بصفة خاصة ضخ هواء معقم إلى داخل الخزانات أثناء هذه الفترة للإبقاء على الظروف الهوائية القوية التى تخفض معدل تكون الكحول وتشجع تكون المحتويات الخلوية . وعند إنتهاء فترة التنمية ، يتم طرد مركزى للبيئة المحتوية على خلايا الخميرة ويؤخذ الجزء المحتوى على حوالى ١٨٪ مادة صلبة . ويمكن أن يكتف هذا الجزء بعد ذلك إلى حوالى ٣٠ ٪ مادة صلبة وهو ما يستخدمه الخباز أو يصنع مع النشا ليبيع تجاريا . ومن ناحية أخرى ، يمكن أن تجفف خلايا الخميرة وتعبأ تحت ظروف خالية من الأكسجين وتبقى كخميرة جافة نشطة (Peppler, 1979) .

وعند إعداد الخبز اللين ، فإن خليطا من الخميرة ، الماء ، الدقيق ، الملح ، وأحيانا مواد أخرى يجهز . يعجن الخليط بعد ذلك حتى يكون بروتين الدقيق (الجلوتين) شبكة والتى ستعطى الخبز اللين مرونته وتمكنه من الاحتفاظ بثانى أكسيد الكربون المنتج بواسطة الخميرة . يبدأ التخمر ، وتستهلك الخميرة أولا السكريات السداسية الموجودة فى الدقيق ثم تستهلك مؤخرا بعض المالتوز المتحرر من التحلل المائى للنشا . وتتطلب فترة التخمر حوالى ٢ - ٤ ساعات عند درجة حرارة ٢٧ م . يتم اصطياد فقاعات ثانى أكسيد الكربون فى شبكة الجلوتين وتنتج عددا كبيرا من الثقوب التى تجعل الخبز يرتفع . وعندما يعلو الخبز ، تصبح خلايا الخميرة مفصولة عن المواد الغذائية ولذلك يصبح معدل ارتفاع الخبز أبطأ كثيرا . وعندئذ يعاد العجن حتى توضع خلايا الخميرة على المواد الغذائية وبذلك تستمر عملية الارتفاع . وقبل الخبز مباشرة ، يكون المحتوى الكحولى فى الخبز عاليا إذ يصل إلى ٥ ، ٠ ٪ ، ويتطاير هذا الكحول أثناء الخبز ويساعد فى إعطاء الخبز طعما مستساغا (Duddington, 1961) .

النبيد Wine : النبيد هو عصير فاكهة أو خضر متخمّر ويصنع فى أغلب الأحيان من عصير العنب . وتحدد النكهة المميزة جزئيا بنوع الفاكهة المستخدمة ، الظروف البيئية التى نمت الفواكهة عندها ، أجزاء الثمار المستخدمة ، ومقدرة الخميرة على تكوين نكهة إضافية (خاصة الأسترات) .

وبحكم العادة ، كانت الخمائر المستخدمة لتخمير العصائر هى تلك التى توجد طبيعيا على سطح الفاكهة ، ولكن حاليا أخذ الاتجاه لأستخدام مزارع معملية لسلاسل من *Saccharomyces cerevisiae* var. *ellipsoideus* . وقد أختيرت هذه السلالات لمقدرتها على التخمير السليم لأصناف العنب المستخدمة ولقدرتها على أنتاج مذاقا بإنتاج نواتج جانبية تميز النبيد بصفة خاصة . ويمكن لصانع النبيد أن ينمى الخميرة فى إناء التخمير بتلقيح حوالى ١ - ٥ لترات لب فاكهة بمزرعة آجار مائل معملية ثم ينقل اللقاح فى سلسلة متتابعة للأحجام الأكبر من اللب الطازج حتى يصل إلى الحجم الكبير المناسب للتخمير . ويعامل عصير العنب بمادة كبريتيت لقتل الخميرة غير المرغوب والبكتريا . ونقاء وقوة مزارع الخميرة الناتجة نهائيا بهذه الطريقة تكون غالبا غير مؤكدة . والطريقة الأخرى ، يتم فيها إنتاج كميات من الخميرة المنتخبة على نطاق واسع ، مثل خميرة الخباز ، وبعد ذلك إما أن تكتف أو تضاف فى صورة خميرة نبيد جافة نشطة إلى خزان اللب أو العصير . وبهذه الطريقة الأخيرة نتخلص من عمليات التحضير المتكررة للمزرعة البادئة وتقل التكلفة .

وتتم عملية التخمير فى اسطوانات كبيرة ، عادة من الخشب أو الحجر ، والتى تختلف فى الحجم من برميل صغير إلى ذلك الذى يسع ١٩٠٠٠٠ لتراً أو أكثر . يغطى الوعاء للإبقاء على ظروف لاهوائية تشجع التخمير وأيضا لا تشجع نمو

بكتيريا حمض الخليك التى يمكنها تحويل النبيذ إلى خل عنب . وتتأثر عملية التخمير (خاصة طبيعة النواتج الجانبية) وتركيز الكحول المنتج بدرجة الحرارة ، تركيز السكر ، الحموضة ، ومحتوى اللتانين فى اللب وكمية الكبريتيت المضافة . ومن بين هذه العوامل ، تعتبر درجة الحرارة هامة بصفة خاصة ؛ وإنتاج الكحول يكون أعلى عند درجات الحرارة المنخفضة كما أنها أيضا تشجع على تكوين مذاق مرغوب . وعند درجة الحرارة العليا تتناقص مقاومة الكحول فى الخميرة . والحرارة المناسبة للتخمير تكون قرب ١٠°م وإذا كان محتوى السكر أعلى من ٣٠ ٪ ، لا يكون التخمير فعالا لأن الكحول يتجمع ويوقف نشاط الخمائر قبل أن يتحول كل السكر إلى كحول . والمحتوى المنخفض من الحموضة يناسب إنتاج الأسيتالدهيد ، الجليسرول ، والأحماض الطيارة والثابتة ؛ ذات التأثير المحد لمكسبات النكهة ، واللون ، وثبات النبيذ . وبالإضافة إلى ذلك ، فإن المحتوى الحمضى المنخفض يعطى إنتاجا أقل من الأساسيات العطرية ، والتي تعطى النبيذ رائحته .

وبعد التخمير الجزئى للنبيذ ، تبدأ عملية الاستخلاص وتستمر أثناء الوقت الباقي من التخمير . وفى الاستخلاص ، يسحب النبيذ لفصله عن الراسب ، الذى يتكون من خلايا خميرة ميتة ومواد أخرى تبقى فى قاع الوعاء ويوضع فى وعاء جديد . تكرر هذه العملية عدة مرات حتى نصل إلى النقاوة المطلوبة للنبيذ . وقبل عملية الاستخلاص الأخيرة ، يفضل إجراء عملية تنقية نهائية بإضافة بعض المواد (مثل الشبه ، الكازين ، أو البنتونيت) والتي تحمل عوالق إضافية إلى القاع . ويستمر التخمير حتى يصبح المحتوى الكحولى حوالى ١٢ ٪ ؛ وفوق هذه النقطة من التركيز يقتل الكحول خلايا الخميرة وبذلك لا يحدث تخمر آخر . يخزن النبيذ

بعد ذلك فى خزانات مملوءة جيدا ومغلقة تماما للتعتيق . وقبل تعبئة النبيذ فى زجاجات تجرى عمليات إضافية من الخلط ، التقوية بإضافة كحول ، معاملات حرارية ، تبريد ، ثم الترشيح .

البيرة Beer : البيرة هى مشروب كحولى يعد من الحبوب المتخمرة ، عادة الشعير . وفى الخطوات الأولى لإنتاج البيرة ، يعمل المولت من خلال عملية إنبات محكمة . تغسل حبوب الشعير وتنقع فى ماء لمدة ٢ - ٣ أيام لتنشيط نمو الجنين ؛ يزاح الماء بعد ذلك وتترك الحبوب لتنبث . يسمح للجنين بالنمو حتى يصل طول الريشة حوالى ثلاثة أرباع طول الحبة ثم تجفف لوقف النمو . وأثناء فترة الأنبات القصيرة ، ينتج الجنين عددا من الإنزيمات الهاضمة التى تبدأ فى تحليل المخزون الغذائى فى الحبوب . ومن خبرة صانعى البيرة فإن أكثر هذه الإنزيمات أهمية هى الكربوهيدريزات التى تهاجم النشا والسكريات ، ومن أهمها الأميليزات خاصة ، التى تحول النشا إلى دكسترين ، مالتوز ، وقليل من الجلوكوز . والمالتوز هو الطبقة التحتية الرئيسية لتخمير الخميرة .

والخطوة الكبيرة الثانية فى تصنيع البيرة تعرف بعملية الخلط . يطحن المولت المجفف ويخلط بماء ساخن . ومعظم التحولات الإنزيمية من النشا إلى المالتوز بواسطة إنزيمات الأميلز تأخذ مكانها أثناء الخلط ، الذى يتطلب حوالى ساعتين . يفصل المستخلص المائى عن المواد الغير ذائبة والطافية ثم يغلى المستخلص مع حشيشة الدينار ، وتحتوى النورات المؤنثة لحشيشة الدينار على زيوت ضرورية أو صموغ تكسب البيرة مذاقها المميز .

يبرد المستخلص المائى بعد ذلك إلى درجة حرارة بين ٨° م ، ١٦° م (تحدد

درجة الحرارة جزئيا بواسطة نوع البيرة المنتجة) وتوضع فى إسطوانات تخمر .
تضاف سلالة منتخبة من الخميرة . وعادة تستخدم *Saccharomyces*
carlsbergensis لإنتاج بيرة الإزاحة *lager beer* فى حين يستخدم *S.*
cerevisiae لإنتاج بيرة السحب *ales* (وفى الولايات المتحدة يستخدم *S.*
carlsbergensis لكلا النوعين) . وأثناء فترة التخمر التى تكون ما بين ٥ إلى ١٤
يوما ، يتحول السكر إلى كحول . ترسب الخمائر إلى القاع فى الإناء مع المواد
الصلبة فى طريقة الإزاحة . وبالمقارنة ، ترتفع فقاعات ثانى أكسيد الكربون إلى
قمة الوعاء وتحمل معها خلايا الخميرة والمواد الصلبة القاتمة الموجودة فى السائل
فى طريقة الإنتاج بالسحب . ويجب إزالة الفقاعات الناتجة باستمرار .

وبعد اكتمال فترة التخمر ، تترك البيرة حديثة التكوين ساكنة لمدة أيام قليلة
للسماح لخلايا الخميرة بأن تستقر فى القاع ثم تصب بعد ذلك فى براميل أو
خزانات كبيرة لفترة إنضاج لعدة أسابيع . تنقى البيرة بإضافة مواد جيلاتينية
بطريقة مماثلة لتلك المستخدمة فى تنقية النبيذ ويمكن أيضا ترشيحها خلال تربة
دياتومية . تضاف مواد تضاد الأكسدة لأن البيرة يتغير طعمها إذ تأكسدت ،
كما يضاف ثانى أكسيد الكربون إما فى صورة غاز نقى أو بخلط بعض البيرة
المخمرة حديثا معه . تعبأ البيرة بعد ذلك فى زجاجات للتسويق .

الويسكى Whiskey : يصنع الويسكى من الحبوب المتخمرة (الذرة ،
القمح ، مولت الشعير ، أو مولت الشوفان) ، التى تخلط بأجزاء مختلفة طبقا لنوع
الويسكى الذى ينتج ، وتخمر بواسطة الخمائر . والعمليات المتضمنة تشبه تلك
الموجودة فى إنتاج البيرة (شكل ١٤٩) ؛ والإستثناء الأكبر هو أن عصير الحبوب
المتخمر يقطر من أجل تركيز الكحول .



شكل (١٤٩) : الوضع الصحيح أن تمرر العينات خلال هذه المرشحات الفحمية التسعة بمعدل بطيء جدا لإزالة أى شوائب عطرية حتى يصبح الناتج النهائى - الفودكا - عديم اللون والطعم والرائحة كلية .

الجبن Cheese

الجبن هو منتج غذائى يصنع من اللبن ويحتوى على دهن الزبد ، ولاكتوز ، وبروتينات الألبيومين والكازين ، والشرش المائى . يتجمع الكازين ليكون خثرة عندما يدفع للعمل بواسطة حمض أو بواسطة أى من الإنزيمات ببسين أو رنين . وفيما مضى كان يحصل على الرنين من معدة العجول الصغيرة ، ولكن لوحظ نقص كبير فى رنين العجول لأن عجولا قليلة تذبح فى حين يتزايد استهلاك الجبن . والفطريات تنتج إنزيمات خارجية ، تتضمن الرنين ، الذى يمكنه عمل

خثرة فى اللبن . وأصبحت الريينيات المأخوذة من الفطريات زائدة الأهمية فى تصنيع الجبن (أحد الفطريات الهامة تجاريا كمصدر للرينين هو المرض النباتى *Endothia parasitica* (Sternberg, 1976) . والخثرة المتجمعة هى الجبن الجديد المتكون والتي تفصل من السائل المائى ؛ الشرش (يستخدم الشرش أحيانا كطبقة تحتية رخيصة لإنتاج خمائر غذائية) . ويمكن أن يؤكل الجبن فى هذه الصورة عند تحضيره طازجا ، مثل جبن الماعز . وفى طريقة أخرى ، يجب أن يصفى الجبن من الماء أكثر من ذلك ، يضغط ، أو يطبخ كما فى إنتاج جبْن إدام ، جودا ، تشيدار . وبعض الجبن تعامل بكائنات فطرية أو بكتيرية خاصة ، والتي ستكسبها مذاقا خاصا أثناء فترة الانضاج .

وتستخدم الفطريات لعمل الجبن من طرازين رئيسيين : (١) تلك التى من طراز كاممبرت (Camembert type) وهى لينة القوام وتغطى من الخارج بطبقة تتكون أثناء تعمير العفن (قشرة) ؛ (٢) وتلك الجبن النصف صلبة من طراز روكفور (Roquefort type) والتي توجد بها خطوطا وجيوبيا مبطنة من العفن الأخضر المزرق .

جبن كاممبرت Camembert Cheese : صنعت جبن كاممبرت لأول مرة فى مستعمرة كاممبرت فى الشمال الغربى من فرنسا . يخثر اللبن بواسطة الرينين ؛ توضع الخثرة فى وعاء خشبى دائرى يسمح لها بالتخلص من الماء عبر الليل ثم تقلب ليسمح لها بالتخلص أكثر من الماء . وبعد ٢ - ٣ أيام ، تلف كل قطعة جبن فى ملح وترش بجراثيم الفطر *Penicillium camemberti* ، العفن الأبيض . تستخلص طبقة الملح الشرش من الخثرة وتكون غطاءً لامعا من محلول ملحي الذى ينساب للخارج . يصبح الجبن متصلبا بعد هذا الاستخلاص ويكون

قشرة . وأثناء هذه المراحل الأولية ، يتكون الجبن من خثرة حمضية محاطة بقشرة ملحية ، وكلاهما يثبط نمو البكتريا والفطر *Geotrichum candidum* . تنبت جراثيم الفطر *P. camemberti* ويخترق الميسليوم القشرة وفى النهاية تتكون الجراثيم على سطحها . وبعد أن يصبح الفطر *P. camemberti* جيد النمو ، فإنه يفرز إنزيمات محللة للبروتين داخل الخثرة التى تجعل الخثرة لينة وزبدية وينتج عن ذلك مذاقا متوسطا . تختفى الحموضة أيضا ؛ مما يسمح بنمو الفطر *G. candidum* والبكتريا أثناء المراحل المتأخرة من النضج ، وهكذا يضاف طعم الأمونيا . وتتطلب عملية النضج حوالى أربعة أسابيع فى غرف إنضاج تضبط على حرارة ١٠°م إلى ١٦°م ورطوبة نسبية بين ٨٦ ٪ ، ٨٨ ٪ (Thom, 1944) .

الجبن الروكيفورت Roquefort Cheese : يتأصل الجبن الروكيفورت من منطقة تربية الأغنام المحيطة بروكفورت فى الجنوب من فرنسا . ويصنع هذا الجبن من لبن الضأن ، بينما شبيه به ؛ وهو الجبن الأزرق ، ينتج من لبن البقر فى الولايات المتحدة .

يخثر اللبن بالرينين عند درجات حرارة منخفضة ، وتقطع الخثرة إلى كتل صغيرة وتترك لطرد الماء حتى تصبح جافة ولا تختلط القطع بعضها كلية عند وضعها سويا . ترتب القطع مفككة فى الأوانى بحيث تظل جافة بينها شقوقا وقنوات . تلقح بعد ذلك بقطع خبز تحتوى على جراثيم الفطر *Penicillium roquforti* والذى كان قد نمت على الخبز . يبقى الجبن بعد ذلك عند درجات حرارة منخفضة ١٨° - ٢٠°م ورطوبة عالية (٨٠ ٪ إلى ٩٠ ٪) . وخلال الثلاثة إلى العشرة أيام التالية ، تؤخذ الخثرات الناضجة على فترات ، تغسل ، وتملح .

وبعد فترة التمليح ، يكون الجبن مثقبا بثقوب إضافية التى تسمح بتهوية كافية لى ينمو الفطر على جميع أوجه الجبن . وتتطلب فترة الإنضاج شهرين وبعدها يصبح الجبن معدا للتسويق بعد تغليفه بطريقة تحول دون وصول الهواء للداخل .

وأثناء نموه فى الجبن ، يفرز الفطر إنزيمات هاضمة للبروتين والدهون . وينتج الطعم اللاذع والرائحة النفاذة المميزة للجبن الروكفورت من التحليل المائى للدهون وتحرر أحماضا دهنية ذات وزن جزيئى عالى (مثل كابرليك ، كابرليك ، وكابريليك) .

الأطعمة الشرقية Oriental Foods

تعتبر الأطعمة المعاملة بالنمو الفطرى أو البكتيرى هى جزء من غذاء الإنسان منذ بداية تسجيل التاريخ . وهى واسعة الاستخدام بمزارع متباينة . وعادة يحسن النمو الميكروبي القوام ، المذاق ، والقيمة الغذائية للأطعمة كما يؤخر من تلفها . وهذه الأغذية المتخمرة ذات قيمة أعلى فى المزارع النائية حيث لا يملك الإنسان تيارا كهربائيا أو الأغذية المعدة تجاريا حيث تضيف متنوعا من الوجبات وذات عمر طويل مقارنة بتلك الغير متخمرة . ومثل هذه الأغذية يمكن أن تستخدم فى صورة مشروب ، أو صلصة خاصة ، خضروات ، أو مع اللحم أو الخبز . ويشيع استخدام هذه الأطعمة فى أفريقيا ، آسيا ، والشرق الأوسط . وفيما يلى سنذكر الأطعمة الشرقية بتفصيل أكثر .

فى اليابان وبلاد شرقية أخرى ، تعد كميات كبيرة من أطعمة مختلفة من فول الصويا ، القمح ، والأرز عن طريق عدم تنقية أو بالحقن السريع بأفراد من الميوكورات ، خمائر مختلفة ، والفطر *Aspergillus oryzae* (أحد أفراد الفطريات

الديتيرية) . وهذه الفطريات يمكن أن تستخدم مشتركة مع بعضها أو مشتركة مع بكتيريا لتغل منتجا غذائيا خاصا . والأطعمة من هذا النوع تشمل التمبه tempeh ، وهو غذاء صلب معد من الصويا المعاملة بنوع من جنس *Rhizopus* ؛ سوفو Sufu ، وهو جبن صيني يجهز من فول الصويا والفطر *Actinomucor elegans* والفطر *Mucar spp.* ؛ ميسو miso ، أو معجون فول الصويا ، الذي يجهز من الأرز وفول الصويا المخمرين بالفطرين ، *Saccharomyces rouxii* ، *Aspergillus oryzae* ؛ وأخيرا شويو Shoyu ، أو صلصة الصويا المجهزة من فول الصويا والقمح بمساعدة الفطر *Aspergillus oryzae* وكائنات أخرى . وسنذكر إنتاج التمبه والشويو بتفصيل أكثر .

التمبه Tempeh : التمبه طعام ينتج بكميات كبيرة في إندونيسيا ، جيونيا الجديدة ، وسورينام . وفي إعداد التمبه ، تغسل بذور فول الصويا وتنقع في الماء عبر الليل . وفي اليوم التالي تزال أغلفة البذرة وتغلى الصويا المقشورة لمدة نصف ساعة ، يصفى الماء ، ثم تبرد . وعندما تبرد ، تلقح الصويا بحراثيم سلالة من جنس *Rhizopus* ، وعادة من الفطر *R. oligosporus* . وفي إندونيسيا ، تتم عملية التلقيح بإضافة قطعا من تمبه سابقة أو من الغطاء المستخدم للتمبه السابقة . تغطى كميات صغيرة من الصويا الملقحة (حوالي ملء طبق بترى) بأوراق نبات وتربط بخيط سميك . تحفظ هذه الصويا عند درجة حرارة الغرفة لمدة ٢٤ ساعة تقريبا والتي يتخلل الفطر بذور الصويا لدرجة أنها تكون مطمورة داخل الميسليوم ويكونا متجانسين ويمكن استهلاك التمبه حديثة التجهيز بعد فترة الأربع وعشرين ساعة المذكورة ، وهي تجهز طازجة يوميا . ويمكن أن تقطع التمبه إلى شرائح رقيقة ، تطمر في ماء مملح ، ثم تقلى في زيت خضروات ؛ أو

تستخدم كالحم بارد (روستو) ؛ أو يمكن أن تقطع إلى مكعبات وتستخدم كالحم موضوع فى الشوربة .

وفول الصويا الغير معاملى لا يكون لينا بما يكفى أثناء الطهى ويكون صعب الهضم ، ولكن بعد المعاملة السابقة سيكون من السهل هضمها كما سيكون لها مذاقا طيبا مرغوبا . وأثناء الفترة القصيرة للمعاملة ، يفرز الفطر كميات كبيرة من الإنزيمات الهاضمة للبروتين التى تكسر بروتين فول الصويا . والنسبة المئوية لكل من النيتروجين الصلب والنيتروجين الذائب تزداد خلال فترة نمو الفطر ، وبهذه الطريقة تصبح سهلة الهضم أثناء الإستهلاك . كما توجد أيضا زيادة فى الريبوفلافين ، نياسين ، ومحتوى فيتامين ب ١٢ ، بالرغم من تناقص الثيامين (Hessehine, 1956) .

الشويو Shoyu : الشويو ، أو صلصة فول الصويا ، هى سائل بنى مستخدم فى عدد كبير من الأغذية فى الصين ، اليابان ، الفيليبين ، إندونيسيا ، أوروبا ، والولايات المتحدة ؛ وهى تنتج فى كل هذه البلاد . ويمكن أن تصنع الشويو أثناء التحلل المائى الحمضى لبروتين فول الصويا مع حمض غير عضوى (مثل حمض الهيدروكلوريك) ، بواسطة التحليل المائى بالإنزيمات الفطرية أثناء فترة تخمر ، أو بالطريقتين معاً . وبالرغم من أن التصنيع يكون أسهل باستخدام حمض غير عضوى للتحليل المائى ، فإن الإنتاج يكون أقل من تلك المنتجة بإستخدام التخمر الفطرى .

واليابان هى الدولة صاحبة السبق فى إنتاج الشويو اليوم ، كما أن ٩٠ ٪ من الشويو المصنعة هناك يستخدم العمليات الفطرية سواء لفول الصويا المقشورة أو

بذورها بأكملها . وحيث أن ٧٥ ٪ من الشويو تصنع من دقيق فول الصويا المقشورة ، فسنناقش هذه الطريقة . تغسل بذور فول الصويا ، وتنقع في الماء لمدة ١٥ ساعة عند درجة حرارة الغرفة ، ثم تعقم في الأتوكلاف لمدة ساعة . وفي نفس الأثناء ينظف القمح ، ويغلى ، ثم يسحق ، أو تعامل ردة القمح بالبخار بخلط القمح وفول الصويا بعد ذلك بنسبة ٤٥ ٪ قمح ، ٥٥ ٪ صويا ؛ يبرد الخليط ويحقن بأحد الفطرين *Aspergillus oryzae* أو *A. soyae* . يوضع مخلوط الحبوب المتعفنة في غرف ذات درجات حرارة ٢٥°م إلى ٣٥°م لمدة ٣ إلى ٤ أيام مع قلب الحبوب مرتين على الأقل . وعند نهاية هذه الفترة ، توضع الحبوب في خزانات كبيرة وتضاف إليها كمية مماثلة من ماء مالح . يظل الخليط المحقون في هذه الخزانات لمدة ٣ - ٤ شهور إذا سخن أو لمدة عام إذا لم يسخن . يمرر هواء على الخليط من وقت لآخر . تنتج البكتيريا حمض اللاكتيك أثناء الجزء الأول من فترة التخمر . وفي نهاية التخمر ، تنتج الخمائر كحول إيثيلي ، ثاني أكسيد كربون ، وحمض خليك . وفي النهاية توجد فترة شيخوخة ونسبة نشاط منخفضة . والكائنات الحية الدقيقة التي تحدث عمليتي التخمر الأخيرتين لا تضاف عن قصد وإنما توجد عشوائيا في الطرق المستخدمة . وعند نهاية فترة التحضين ، يكبس الخليط في صورة أقراص ، ويستخلص السائل في هيئة "شويو" ، والذي تجرى له عملية بسترة لتحطيم أى كائنات حية دقيقة وإنزيمات توجد (Hesseltine, 1965) .

الإنتاج الصناعى واستخدام نواتج الأيض الفطرية

Industrial Production and Utilization of Fungus Metabolites

فى الجزء السابق ، لو حظ أن بعض نواتج الأيض الفطرية تدخل فى عمليات تصنيع الغذاء وتغير نكهة وتركيب الأطعمة التى تستخدم كوسط لنمو الفطريات . والكثير من نواتج الأيض الفطرية مفيدة فى حد ذاتها ولذلك تفصل من الطبقة التحتية للاستخدامات الأخرى فى شكلها النقى . والمنتجات الفطرية المستخدمة تجاريا تتضمن الأحماض العضوية ، الكحول ، المضادات الحيوية ، الأصباغ ، الفيتامينات ، والإنزيمات . وتوجد قائمة أشمل لها فى جدول (١) . كما تستخدم الفطريات أيضا لتحويل الستيرويدات من صورة لأخرى ، وكمصدر مباشر للقلويدات التى تحتويها .

وتخلق نواتج الأيض حيويا خلال مسارات مختلفة ، وكما نتوقع ، فلا توجد حالة فردية ثابتة للظروف البيئية أو المواد الغذائية السائدة أثناء فترة التخليق التجارى . وبالإضافة ؛ فإن فطرا واحد يستطيع أن ينتج عدة نواتج أيضية . ويتم تحديد المنتج المطلوب بدفع الفطر لمسار أيسى معين دون غيره . ويحدث ذلك عن طريق ضبط درجة الحموضة فتعمل بعض الإنزيمات طبيعيا فى حين يتم تثبيط لغيرها ، أو بإضافة مواد تضاد إنزيمات معينة فقط ، أو بإضافة مواد غذائية أو بتثبيت الظروف البيئية بحيث لا تناسب النمو وبذلك تتحول طاقة الفطر لإنتاج المنتجات الجانبية بدلا من تمثيل الغذاء فى بروتوبلازما ، أو أخيرا بإضافة الأدلة التى تناسب مسارات معينة .

جدول رقم (١) : ناتجات أيض فطرية هامة تجاريا

الناتج الأيضى	ينتج بواسطة	الاستعمال
الأحماض العضوية		
الستريك	<i>Aspergillus</i> spp. وخاصة <i>A. niger</i>	تصنيع السترات ؛ مكسبات طعم، فى الحبر ؛ فى الصباغة ؛ وفى تفسيض المرايا .
حمض الجلوتاميك	<i>Aspergillus niger</i>	طبيا - يزيد إذابة الكالسيوم عندما يرتبط كملح ؛ تصنيع معجون الأسنان .
حمض إيتاكونيك	<i>Aspergillus terreus</i>	صناعة البلاستيكات .
الكحولات		
كحول الايثايل	الخمائر	مذيبات ؛ المادة الخام لصناعة الإثير ، الاسترات ، حمض الخليك ، تخليق المطاط .
الجليسرول	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	المفرقات .
الدهون	الخمائر، <i>Penicillium</i> spp.	الصابون ؛ صناعة الأغذية (تفيد . وقت نقص الغذاء) .
المضادات الحيوية		
جريسوفلفين	<i>Penicillium griseofulvum</i>	مضاد حيوى يعطى بالفم وموضعا .
البنسلين	<i>Penicillium chrysogenum</i>	مضاد حيوى يعطى بالفم وبالحقن
الدواء		
إفيدرين - ١	الخمائر	لعلاج ضيق التنفس ؛ فعال كنقط للأنف والاستنشاق .

تابع - جدول رقم (١) : ناتجات أيض فطرية هامة تجاريا

الفيتامينات ، الصبغات وعوامل النمو		
فيتامينات ب	الخمائر	إمداد غذائى أو علاج طبى
الريبوفلافين	<i>Ashbya gossypii</i> <i>Eremothecium ashbyii</i>	إمداد غذائى أو علاج طبى
الجبريلين	<i>Fusarium moniliforme</i>	مادة منظمة للنمو (النباتات الوعائية)
بيتا كاروتين	<i>Blakeslea trispora</i>	تحضير فيتامين أ ؛ مادة ملونة للمرجرين الأطعمة المجهزة .
الأنزيمات		
أميليز	<i>Aspergillus Spp.</i>	تحليل النشا للتخمر الحولى ؛ إزالة النشا فى اعداد أو تصنيع الطعام ؛ تحويل النشا إلى مواد أبسط .
رينين	<i>Endothia parasitica,</i> <i>Mucor spp.</i>	تخثر اللبن فى صناعة الجبن
إنفرتيز	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	إنتاج العسل الصناعى وتحويل السكر
الانزيمات البكتينية	<i>Penicillium spp.</i>	معالجة عصير الفواكه لازالة العكارة ؛ إزالة البكتينات قبل تركيز العصائر .
البروتيز	<i>Aspergillus spp.,</i> <i>Penicillium roqueforti,</i> <i>Agaricus campestris,</i> <i>Cantharellus cibarius.</i>	تصنيع الغذاء .

الطرق المتبعة فى الفطريات الصناعية

Methods Involved in Industrial Mycology

دراسات إرشادية Pilot Studies

إن التخطيط الأولى لعمل كبير يتطلب تحديد الظروف الملائمة لإنتاج المادة المطلوبة قبل البدء على نطاق واسع . والخطوات الأولى هى اختبارات السلالة الفطرية الملائمة وتحديد الدرجات المثلى من التهوية ، الحرارة ، الحموضة والاحتياجات الغذائية . يتبع هذا المخطط المعمل البسيط ، الخطوة التالية وهى التوسع فى المعمل والتحقق من الطريقة النباتية المقترحة . والطرق المعملية الموسعة قد تثبت أولا تثبت نجاح الظروف المثلى المتبعة فى الإختبار المعمل الأولى والتي قد تكون غير ملائمة للعمليات الأكبر وإذا كانت طرق التخطيط المعمل الموسع ناجحة ، تختبر الطريقة بعد ذلك على بناء إرشادى واحد حيث يحدد ما إذا كان النجاح مستمرا تحت الظروف التصنيعية ؛ وأخيرا ينفذ الإنتاج الصناعى بكامل طاقته (Gray, 1959) .

أوعية المزارع Culture Vessels

فى المخطط الكامل للإنتاج الصناعى ، تنمى المزارع عادة فى عديد من الأحواض الضحلة أو فى خزانات تتسع لآلاف الليترات . تملأ الأحواض الضحلة ببيئة سائلة ، وتلقح بالفطر ، وتوضع جانبا لفترة الحضانة . والغرض من الأحواض الضحلة هو السماح بالحد الأقصى لميسليوم الفطر لأن يتعرض للهواء ، وهو مفيد فى الكائنات بدرجة عالية . ومن السلبيات الخطيرة لهذه الطريقة هى أنه إذا كان الفطر يستفيد من تعرضه للهواء ، فإن الحوض يجب أن

يظل بلا غطاء ، وبذلك ينشأ خطر كبير من التلوث . ينمو الفطر كحصيرة على سطح البيئة . ومن الكائنات التى تستفيد بزراعتها على مسطحات ضحلة محبة جدا للهواء ولكنها أيضا لا تستطيع النمو السريع بسبب الكائنات الملوثة أو قد يكون لها نواتج أيض جانبية لا تهضمها الكائنات الملوثة ؛ ولذا تجب الحيلة .

وتستخدم أوعية فخارية كبيرة ، خشبية ، أو خزانات معدنية على نطاق واسع للمزارع فى التصنيع . ويمكن ترك هذه الخزانات مفتوحة إذا كان الفطر المستخدم يهوى ظروفًا غير ملائمة لنمو كائنات التلوث ؛ فمثلا ، فى إنتاج الكحول ، تصبح البيئة لا هوائية سريعا وهى بذلك لا تكون ملائمة لنمو الملوثات الهوائية . أما إذا كان احتمال التلوث قائما ، فيجب تغطية الخزانات . وسواء كانت الظروف المطلوب سيادتها هوائية أو لا هوائية ، فيجب تغطية الخزانات . فإذا كانت الظروف الهوائية مطلوبة ، يجب ضخ الهواء فى الخزان أو البيئة . أما إذا كانت الظروف اللاهوائية ضرورية ، فإن البيئة فى الخزان المغلق لا يجب كشفها أو ضخ هواء بها . وتحت هذه الظروف ، ينمو الفطر فى صورة ميسليوم مطمور .

وإذا كان هذا هو المطلوب ، فإن طريقة الخزان المطمور يجب أن تستخدم لأنها ذات أفضليات عن طريقة الأحواض (والطرق الشائعة الأخرى الأقل كفاءة) . توضع آلاف اللترات مرة واحدة فى الخزان ، مما يوفر تكلفة الأيدي العاملة ويبسط العملية ككل . ومعدل الأيض وغلة المنتج ستكون أكثر إذا كان ميسليوم الفطر يسبح فى بيئة متجددة تجعل المواد الغذائية دائما متاحة للفطر .

البيئة (الوسط الغذائي) Medium

عند التخطيط لبيئة للعمليات التصنيعية ، فإن الاعتبارات الأولى تكون لتكلفتها وفعاليتها للعملية المطلوبة . والبيئة الجيدة لا تكون مكلفة وتتكون من مصدر كربوني رخيص (مثل المولاس ، الذى يحتوى على الجلوكوز) ومصدر نيتروجيني رخيص (مثل الأمونيا) . ويجب إضافة الفيتامينات أو الأحماض الأمينية النقية التى تتألف مع احتياجات الكائن المطلوب . وإذا لم ينم الكائن جيدا على بيئة من الطراز المذكور ، بسبب احتياجاته الغذائية المعقدة ، فيجب إضافة مواد حيوية رخيصة إلى البيئة أو استخدامها نفسها . وهذه الإضافات الحيوية يمكن أن تكون درجات من مركبات الذرة ، المولت ، زيت السمك ، أو النواتج الذاتية للخميرة . وتستخدم إضافات أخرى للتحكم فى درجة الحموضة أو لتوجيه تفاعل التخليق الحيوى .

وتصاحب بعض النواتج النمو الفطرى النشاط والكائن السليم . وللحصول على مثل هذه النواتج ، تتكون البيئة بحيث يأخذ الحد الأقصى للنمو محلة ، ويؤخذ الناتج عندما يبدأ النمو الفطرى فى التناقص . وإذا كان الوضع عكسيا ولم يصاحب النمو الجيد الإنتاج الوفير من المنتج ، فيجب أن تتكون البيئة من مواد تحد النمو عن طريق آثار معدنية ، درجة حموضة غير مناسبة ، مصادر نيتروجينية غير مناسبة ، ولكن ليس بواسطة الكربون . وفى هذه الحالة الأخيرة ، قد يكون مطلوبا زيادة مواد غذائية فى البيئة بعد تدهور النمو للامداد بالكربون والطاقة لتخليق المنتج (Weinshank and Garver, 1967) .

ويجب تعقيم البيئة فقط عندما نلاحظ أن كائنا ملوثا سينمو بقوة ، كما يتم

تعقيم المواد الإضافية التى يعتقد أنها مصادر كبيرة للتلوث . وإذا توفرت ظروفًا سمية ، يجب تعقيم الوعاء والبيئة معا إذا كانت أوعية صغيرة هى التى تستخدم . وفى حالات الخزانات الكبيرة ، يعقم الخزان بالبخار وهو فارغ وتعقم البيئة بالبخار أثناء ضخها فى الخزان . ويمكن استخدام المعقمات الكيميائية (مثل الأوزون ، أكسيد الإيثيلين ، أو الفورمالدهيد) للمواد التى لا يمكن تعقيمها بالحرارة .

يجهز اللقاح من المزارع المحفوظة ويتضمن زراعة الكائن فى أوعية متتالية يكبر حجمها تدريجيا ويزرع على مرحلتين أو ثلاثة مراحل فى المعمل ، يتبعها مرحلة إلى ثلاث مراحل فى خزانات متزايدة الحجم حتى نحصل على الخلايا الكافية لتلقيح الخزان النهائى الذى سيتم فيه الإنتاج الفعلى . وتختلف كمية اللقاح من ١ ٪ إلى ٢٠ ٪ من حجم خزان الإنتاج . والفرض هو إضافة خلايا سليمة كافية بحيث يكون النمو وبناء خلايا سليمة فى الخزان بأسرع ما يمكن ، وبهذه الطريقة نختزل قدر الإمكان الوقت اللازم لإنتاج المنتج .

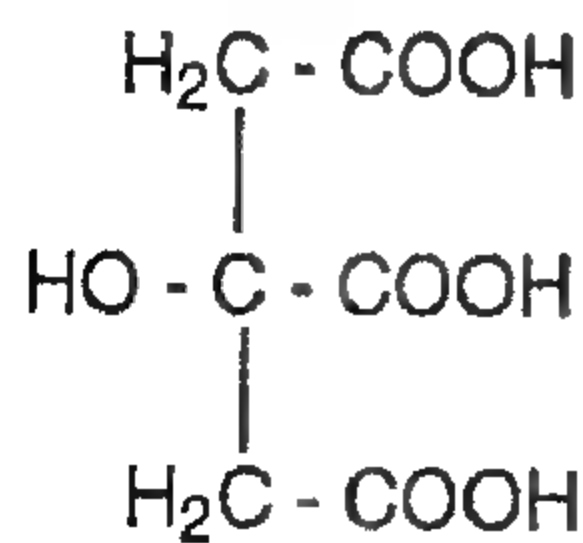
وقد نحتاج للتحكم فى عدد من العوامل أثناء الزراعة فى الخزان الكبير . فقد تكون التهوية مطلوبة ، وإذا كان الأمر كذلك ، يجب ضخ هواء سبق تعقيمه بالترشيح إلى داخل الخزان ، أو يقلب فى البيئة ميكانيكيا . والكائنات النشطة فى التمثيل الغذائى تطلق حرارة (كبيرة جداً لدرجة تصل ٢٠٠٠ كالورى / ١ جم خميرة جافة) ، وفى كثير من العمليات يتم التحكم فى هذه الحرارة المرتفعة بأنابيب تبريد داخل جدار الخزان أو داخل الوعاء . ويتم التحكم فى درجة الحموضة عادة عن طريق القياس المستمر وإضافة المواد المنظمة اللازمة .

وعند إكمال فترة التحضين ، تفصل الخلايا بالترشيح ، ويفصل المنتج بالتقطير أو بعمليات كيميائية .

سنناقش بالتفصيل ثلاث عمليات تصنيعية . إثنين تعتبران من أكثر نواتج الأيض الفطرية إتساعا وهى حمض الستريك (حمض عضوى) والبنسلين (مضاد حيوى) . وكلاهما يحتاج تهوية عالية ، والأخير يتطلب تحكما دقيقا . أما كحول الإيثايل فهو يخدم كمثال لعملية لا تحتاج للهواء ولا التحكم الدقيق .

حمض الستريك Citric Acid

إن أهم حمض عضوى ينتج بواسطة الفطريات هو حمض الستريك (شكل ١٥٠) . وهو يستخدم تجاريا كمكسبات طعم فى المشروبات والأطعمة ، خاصة فى المخاليط الجافة مثل الجيلاتين وفى مساحيق أو أقراص الشراب ، وكذلك كحمض أساسى فى تحضير المشروبات الخفيفة ، الحلويات ، المربات ، الجيلي ، الفواكة المحفوظة فى السكر ، النبيذ ، والفواكة المجمدة . وحمض الستريك يتم تمثيله بسرعة وتقريبا كلية فى جسم الإنسان وله استخدامات صيدلانية واسعة . وهذه تشمل اشتراكه فى منتجات الحقن وكملاح سترات ينقل عن طريق الدم . ويستخدم حمض الستريك كذلك فى صناعة اللوسيونات ، لضبط درجة الحموضة ، فى صبغات الشعر وتحضيرات تثبيت الشعر ، فى الصفائح الكهربائية ، فى دبغ الجلود ، ولإعادة تنشيط آبار النفط القديمة حيث تكون ثقب الرمال سدت بالحديد



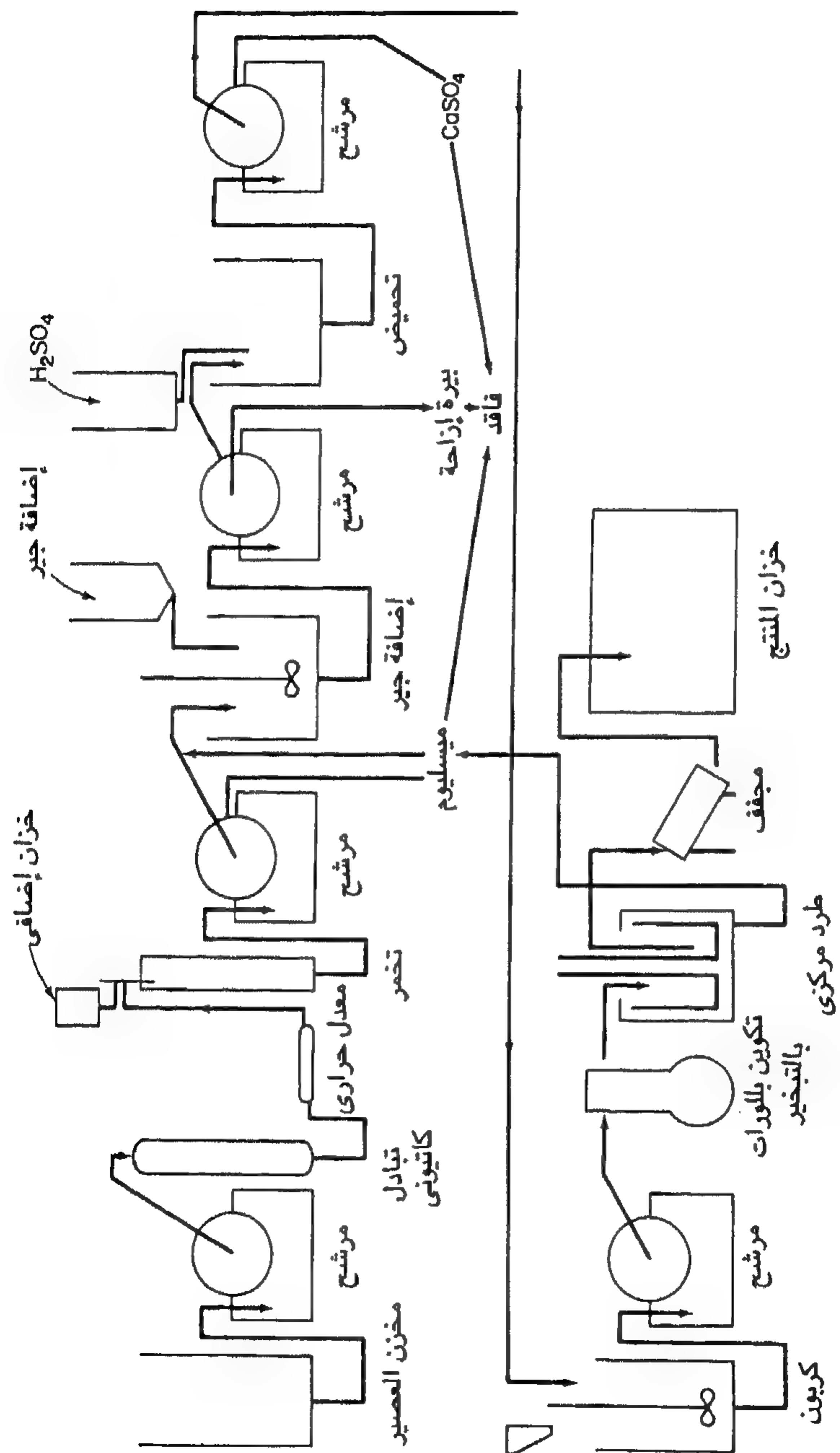
شكل (١٥٠) : حمض الستريك

وكان حمض الستريك ينتج أساسا من سترات الكالسيوم التى نحصل عليها من الليمون . أما طرق إنتاج حمض الستريك من الأيض الفطرى فقد قدمت إلى الولايات المتحدة عام ١٩٢٣ ، والآن ينتج كل حمض الستريك بواسطة الفطريات . وفى الولايات المتحدة وأوروبا عام ١٩٧٩ ، كان الإنتاج السنوى من حمض الستريك أكثر من ١٠٠ مليون كيلوجراما (Lockwood, 1979) .

إنتاج حمض الستريك Citric Acid Production

ينتج حمض الستريك تجاريا بإنتخاب سلالة من الفطر *Aspergillus niger* تنتج هذا الحمض بنشاط تحت ظروف معينة . وأكثر هذه الظروف أهمية هى استخدام بيئة تنقصها بعض العناصر المعدنية الضرورية (خاصة المنجنيز ، الحديد ، أو الزنك) ، وكذلك الظروف التى تحد النمو بصفة عامة .

وفى إنتاج حمض الستريك ، يجب أن ينمى الفطر *A. niger* على أسطح أحواض ضحلة أو كميسليوم مطمور فى خزانات كبيرة مهواه (شكل ١٥١) . وقد أستخدمت مزارع الأمراض الضحلة بإتساع كبير ولكن حل محلها الآن مزارع الخزانات الأكثر فعالية . والمواد والطرق المطلوبة لكل من مزارع الأحواض الضحلة أو الخزانات متشابهة بصفة عامة ، بالرغم من أنه فى العملية الكبيرة توجد تفاصيل دقيقة مختلفة تتحكم فى نجاح العملية . ويجب تنقية مصدر الكربوهيدرات أو السكر أو الخام ، عصير السوق ، أو مولاس البنجر . ويعتبر مولاس البنجر أقل المصادر الكربوهيدراتية تكلفة ، ولكنه يحتوى على أيونات معدنية عالية المحتوى التى تتسبب فى الإنتاج المنخفضة من حمض الستريك . وقد أستخدم مولاس البنجر كثيرا فى تقنية الأحواض ، بالرغم من أن السكر أو النقى أو العصائر عالية التكرير تعطى إنتاجا أكثر فى مزارع الخزانات المطمورة . تزال الكاتيونات المعدنية من مصدر الكربوهيدرات باستخدام عمليات



شكل (١٥١) : الإنتاج التجاري لحمض الستريك

إستبدال الكاتيونات وامتصاصها كهربائياً أو (فى حالة مولاس البنجر) باستخدام سيانيد الحديد . وعن المزرعة المطمورة ، فهى هامة بصفة خاصة لجعل الوسط به نقص فى المنجنيز والحديد . تخفف الكربوهيدرات إلى تركيز حوالى ٢٠ ٪ - ٢٥ ٪ - ويثبط تركيز السكر العالى هذا تكوين أى أحماض غير حمض الستريك . ويتطلب إنتاج حمض الستريك درجة حموضة منخفضة (pH) ، ويضاف حمض الهيدروكلوريك البيئة لاختزال درجة حموضتها إلى حوالى ٢ - ٥ pH عندما تنبت جراثيم اللقاح . وفى الخزانات ، يحتفظ بدرجة الحموضة أسفل ٣ pH وتضاف أملاح الأمونيا أو اليوريا للأمداد بالنيتروجين . وفى مزارع الخزانات ، يجب إضافه بحاس أو أيونات عضوية كمضادات للحديد وتساعد فى التحكم فى النمو الميسليومى والذى يزيد من إنتاج حمض الستريك . تلقح البيئة المجهزة بجراثيم من مزارع محفوظة . والظروف الهوائية العالية مطلوبة ، وتتم عملية التهوية فى المزارع المطمورة بضخ هواء معقم مع التقليب . وأثناء فترة التحضين ، يجب أن تثبت درجات الحرارة بين ٢٥ ° ، ٣٠ ° . وفترة التحضين تتطلب دورة مدتها ٧ - ١٠ أيام .

وعند أكمال دورة التحضين ، يبدأ حصاد حمض الستريك . يضاف الجير إلى المزرعة للتخلص من حمض الأكساليك المتكون ، ويرشح الميسليوم وأكسالات الكالسيوم . ويجب إجراء ترشيح آخر لتنقية البيئة . يضاف قليل من هيدروكسيد الكالسيوم $Ca(OH)_2$ ليكون سترات الكالسيوم ، الذى ينزع خارجا . ترشح سترات الكالسيوم وتعامل بعد ذلك بحمض الكبريتيك الذى يتحد مع الكالسيوم . ينقى محلول حمض الستريك المخفف بمعالجته بالكربون ويركز بتمريرات متتابة خلال تبادل كاتيونى - أنيونى . ييخر محلول حمض الستريك النقى ، فيترك خلفه بللورات من حمض الستريك ، والتى تنقى بعد ذلك بتخليصها من الماء .

Mechanism of Citric Acid Formation ميكانيكية تكوين حمض الستريك

كما سبقت الإشارة في الفصل الثانى ، فإن حمض الستريك هو حمض عضوى أساسى ينتج فى دورة حمض الستريك (CA) . ورغم أن مسارات وتحولات عديدة قد اقترحت بخصوص التخليق الحيوى لحمض الستريك وتراكمه تحت ظروف محددة ، إلا أن الاقتراحات الحديثة تشير إلى أن الأصل المحتمل لحمض الستريك هو من دورة حمض الستريك مباشرة . وعندما يكون الميسليوم ناميا بنشاط ، فإن حمض الستريك ينتج كمركب وسطى فى دورة (CA) ؛ وأبعد من ذلك فإنه يغير مواد التخليق الحيوى أو تنطلق طاقة . وعن العملية التصنيعية ، تكون الظروف المزرعية ذات التأثير المثبط لنمو الفطر مطلوبة ، وبذلك يتم تثبيط لدورة حمض الستريك نفسها أو وقفها عن طريق التثبيط الإنزيمى بدرجة الحموضة المنخفضة أو بواسطة مثبطات إنزيمية خاصة مثل أيونات النحاس . والتخليق الحيوى المؤدى إلى تكوين حمض الستريك لا يحدث له تثبيط ، بينما العمليات التى تشمل تحولاته هى التى تثبط ، وبالتالي يكون تراكم حمض الستريك الناتج «كثيراً جداً» .

وأثناء إنتاج حمض الستريك ، يتزايد نشاط الإنزيمات المكثفة (التي تعمل على تكثيف أسيتيل مرافق أترزيم أ وحمض الأكسالوأسيتيك إلى حمض الستريك) ، بينما تختفى أنشطة إنزيمى أيزوستريك ديهيدروجينيز وأكونيتيز . ويتحكم إنزيم أكونيتيز فى التخليق الحيوى لحمض أيزوستريك من حمض الستريك ، وبالمقابل يتوسط إنزيم أيزوستريك ديهيدروجينيز لنزع الهيدروجين فينتج حمض أكسالوسكسنيك من حمض أيزوستريك . وقد تأكد أن وقف نشاط الإنزيمين الأخيرين هو المسئول عن تجمع حمض الستريك .

الكحول Alcohol

إن إنتاج كحول الإيثايل كمنتج نهائى للتخمر اللاهوائى هو أقدم عملية تصنيغية عرفت باستخدام الفطريات (فى نصوص إنتاج البيرة والنبىذ) . وكما هو متوقع ، يمكن استخدام عمليات تماثل تلك المستخدمة فى صناعة المشروبات الكحولية للحصول على كحول إيثايل نقى للاستخدام كمذيب أو للأغراض الصناعية الأخرى . وحتى عام ١٩٣٠ كان تخمر المولاس يمثل ٧٥ ٪ من إنتاج الكحول الصناعى . وكانت بيئة المولاس مكلفة كما ظهر نقص فى أمداداتها . ولعدة سنوات (خلال الستينات ١٩٦٠) أمكن إنتاج الكحول بتكلفة أقل من البترول بطرق كيميائية ، وقل الإنتاج الفطرى للكحول الصناعى لدرجة أقل من ٢٥ ٪ من الكحول الذى كان يصنع باستخدام الخميرة . وفى أوائل السبعينات (١٩٧٠) تجدد الأهتمام بتصنيع الكحول من طبقات تحتية رخيصة . وذلك بسبب ارتفاع التكاليف ونقص الأمدادات من البتروكيماويات مما جعل عملية التخمر بديلا جذابا . ولإنتاج الكحول الصناعى ، فإن أى طبقة تحتية يمكن أن تتخمر إلى كحول يمكن استخدامها ، وبعض الدول أو المناطق تستخدم المنتجات التالفة أو نفايات المحاصيل التى تنتج محليا لصناعة الكحول . فعلى سبيل المثال ، ينتج الكحول من سكر القصب فى الهند وكوبا ، بينما تعتبر الحبوب من أهم مصادر إنتاجه فى أستراليا وجنوب أفريقيا (Builock, 1979) .

وينتج الكثير من الكحول الصناعى بواسطة تخمر المخلفات الصناعية . وتشمل المخلفات الصناعية التى يمكن أن تتخمر سوائى السلفيت ، وهى أى مادة سائلة تتخلف عن صناعة السليلوز أو لب الورق من الخشب . وتحتوى هذه السوائى على سكريات ومواد عضوية أخرى (تقدر بأكثر من نصف وزن الخشب

الأصلى) وكثير من المواد الكيميائية غير العضوية المستخدمة فى إستخرا اللب ؛ ولذلك شاعت أهميتها الاقتصادية لهذا الغرض . وإذا كانت سوانل السفليت هذه تخرج فى تيارات سهلة ، فتكون السوانل الخام فى وضع حرج لأن سوانل السفليت تفرغ الأمداد الأكسيجينى . ولهذه الأسباب ، يشترك مع إنتاج اللب والورق برنامج متكامل للتخمر الكحولى للتخلص من مخلفاتهما .

وإنتاج الكحول الصناعى من سائل السفليت يمكن أن يتم باستخدام عملية Ekström ، التى هى كالتالى : تجمع سوانل السفليت الساخنة ، تعادل بحجر الجير ، وتقلب بالبخار . يسمح للشوائب الصلبة بالترسيب ثم يبرد السائل بعد ذلك لحوالى ٣٠ م° . تضاف الخميرة والمواد الغذائية (مثل كبريتات الأمونيوم أو حمض الفوسفوريك) ويخمر السائل فى خزانات . وعند نهاية فترة التخمر يحتوى الوسيط على حوالى ١ ٪ كحول بالحجم . يحرر من ثانى أكسيد الكربون ، ويركز الكحول بالتقطير حتى ينتج كحول ٩٥ ٪ . وينتج حوالى ١١ لترا من كحول ٩٥ ٪ من ١٠٠٠ لتر سائل سفليت .

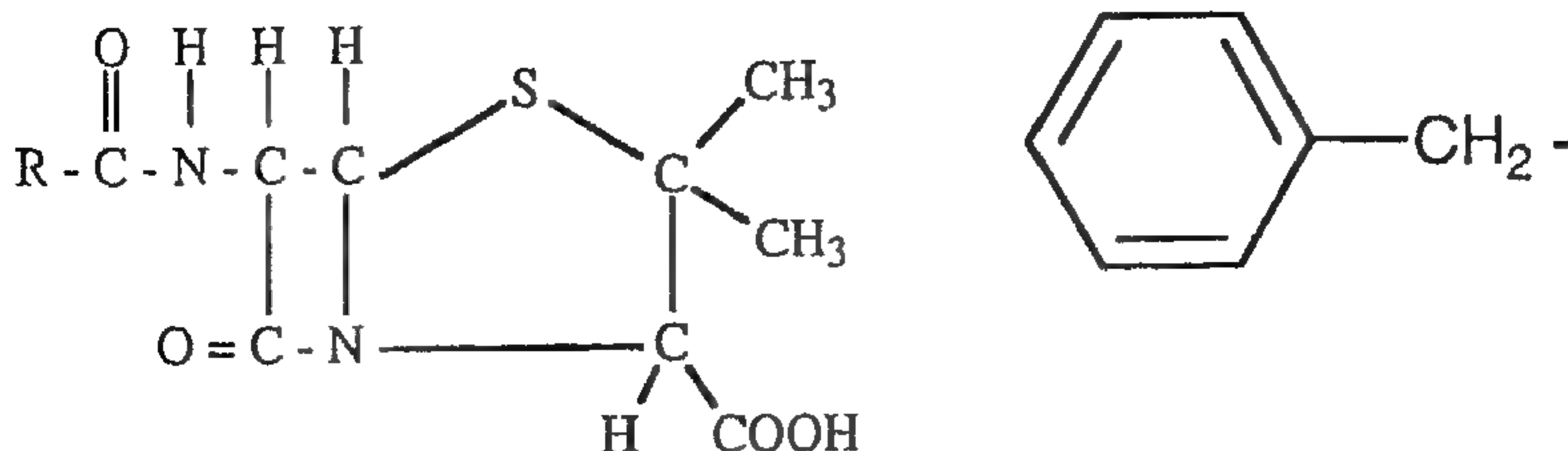
البنسلين Penicillin

يعتبر إنتاج المضادات الحيوية (مركبات تضاد البكتريا أو تضاد الفطر) أحد أكبر وأهم الصناعات الميكروبيولوجية فى الولايات المتحدة . وفى عام ١٩٧٩ ، كانت قيمة المنتج من المضادات الحيوية من البكتريا والفطريات أكثر من بليون دولار أمريكى وأكثر من ١٠٠,٠٠٠ طن تنتج سنويا فى جميع أنحاء العالم (Perlman, 1979) . ودور المضادات الحيوية فى بيئة الفطريات نوقشت فى الفصل الخامس .

وبدأ الاهتمام باستخدام المضادات الحيوية فى الأدوية عام ١٩٢٩ عندما وجد ألكسندر فليمنج Alexander Fleming أن عفنا قد لوث مزارعه البكتيرية الممرضة ، *Staphylococcus aureus* ، وقتل البكتيريا القريبة منه تاركا حلقة من بكتريا متحللة . وكان العفن من جنس *Penicillium* (ثبت أخيرا أنه *P. notatum*) . وأطلق فليمنج اسم بنسلين Penicillin على الجزء المتحلل غير المعروف وتحقق من قيمة البنسلين كمادة علاجية . وأجرى عملا إضافيا بسيطا لأن المنتج كان قليلا وعملية إنتاج البنسلين كانت صعبة (Fleming, 1929) . وحتى الحرب العالمية الثانية لم ينتج كمادة دوائية حيث كانت تقنيات الإنتاج الموسع وتكرير البنسلين غير متقدمة .

والبنسلين ليس فقط هو الذى أثار الاهتمام وفتح المجال لتصنيع المضاد الحيوى ، بل لا يزال البنسلين هو أكثر المضادات الحيوية استخداما للآن ؛ فهو العلاج الذى يختار عندما تتسبب الإصابة عن كائن حساس له . والبنسلين فعال ضد البكتيريا الموجبة لصبغة جرام وبعض الفيروسات الكبيرة والركتسيا . ويمكن تناول البنسلين عن طريق الفم أو الحقن فى الوريد أو العضلات . وإذا أخذ البنسلين عن طريق الفم ، يجب أن تكون الجرعة خمسة أضعاف المعطاه عن طريق الحقن لأن البنسلين يتحطم جزئيا فى القناة الهضمية ولا يمتص كلية .

والبنسلين هو إسم عام يعطى لمجموعة كاملة من المضادات الحيوية ذات الصلة فى التركيب . وتنتج معظم البنسيلينات بواسطة أنواع من جنس *Penicillium* ؛ بينما البعض الآخر يكون نصف تخليقى . والبنسيلينات التى تحدث طبيعيا هى ذات التركيب البنائى التالى وتختلف فى مجاميعها الألكيلية . والتركيب البنائى ومجموعة الألكيل لأكثر أنواع البنسلين المستخدمة (بنسلين ج) هو كما فى شكل (١٥٣) .

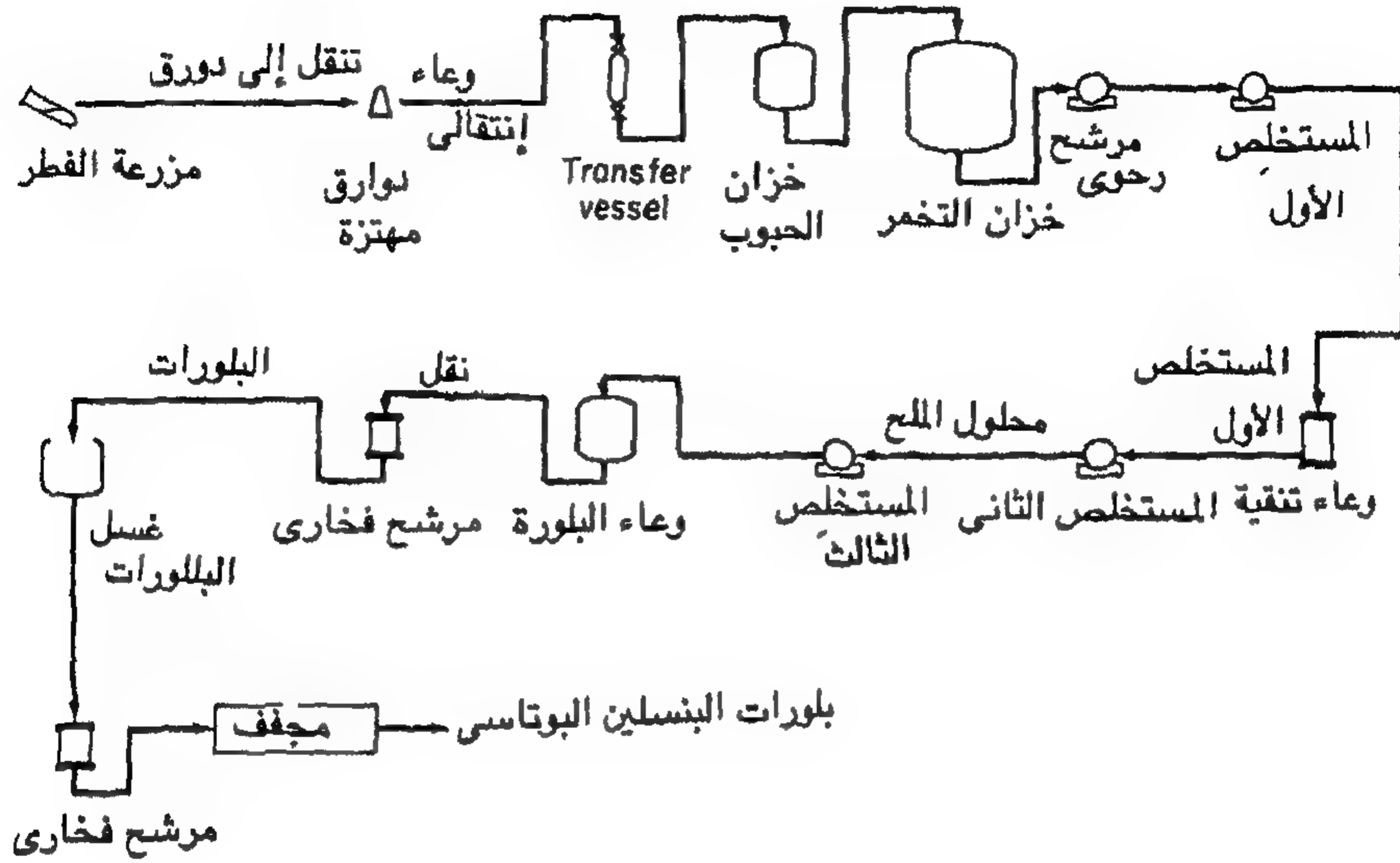


شكل (١٥٢) : التركيب البنائي للبنسلين . بنسلين - ج سيمك الوضع الجذري الموضح بشكل مجموعة الألكيل .

إنتاج البنسلين Penicillin Production

إن السلالة الأصلية من الفطر *P. notatum* المعزولة بواسطة فليمنج تعطى إنتاجا قليلا من البنسلين وكذلك سلالات عديدة أختبرت تباعا . وأخيرا عزلت سلالة من الفطر *P. chrysogenum* من كانتالوب متعفن بواسطة Raper and Alexander (1945) ووجد أنها تعطى إنتاجا كبيرا من البنسلين . شععت السلالة ، ونتجت عن ذلك طفرة تغل بنسلينا أكثر من الأصلية . بالتشجيع المتتابع للطفرات عالية الإنتاج وانتخاب الطفرات ذات القابلية للإنتاج العالي من البنسلين ، ظهرت الطفرات التجارية الحالية التي يمكنها أن تنتج أكثر من ١٨٠ ضعفا لما تنتجه العزلة الأصلية بفضل برامج التربية .

ينتج البنسلين في مزارع خزانات مطمورة مستخدمين سلالة منتخبة من الفطر *P. chrysogenum* (شكل ١٥٣) . وتركيب البيئة يعتبر من الاهتمامات الأولى لإنتاج محصول جيد . والبيئة التي تعطى محصولا جيدا من البنسلين هي سائل منقوع الذرة ، وهي مادة رخيصة تؤخذ من النواتج الجانبية لتصنيع نشا الذرة .



شكل (١٥٣) : الانتاج التجارى للبنسلين

وسائل منقوع الذرة هو مركز لمحلل مائى (أساسا مركبات نيتروجينية) من حبوب الذرة . وهذه المركبات النيتروجينية ذات أهمية كبرى للإنتاج الجيد من البنسلين . والكربوهيدرات الأساسى فى سائل منقوع الذرة هو اللاكتوز ، الذى يعتبر أفضل مصدر كربونى لإنتاج البنسلين حيث يتم تمثيلها ببطء ، مما يعطى الفطر مصدرا كربونيا ثابتا لفترة كبيرة من الوقت ولا يؤدي إلى تراكم الأحماض العضوية . والجزيئات المميزة (فيناثيل أمين و فينيل أنين) والمطلوبة لإنتاج البنسلين توجد فى سائل منقوع الذرة .

يوضع حوالى ٣٠,٠٠٠ لترا من البيئة فى خزان ، تعقم ، وتلقح بمعلق جراثيم من الفطر *P. chrysogenum* . وأثناء فترة التحضين ، تهوى البيئة بهواء معقم

وتقلب . ويهيأ الخزان بحيث يسمح بالإضافة المستمرة من محاليل الجلوكوز ، هيدروكسيد الصوديوم ، وحمض الكبريتيك وذلك للأبقاء على درجة الحموضة بين ٦٫٤ ، ٧٫٤ . وكذلك توجد أنابيب تبريد للمحافظة على درجة الحرارة بين ٢٣ ° ، ٢٥ ° ، ومهياة بغرض ضخ عوامل مضادة للفقاعات ، ومضخات لإضافة هذه الأشياء . وأشهر المواد المستخدمة كمؤشر إنتاج هي فينيل حمض الخليك المطلوب للبنسلين ج ، ولكن موادا أخرى يمكن إضافتها فى صورة ملح ، أميد ، أو أستر للحمض المطلوب وذلك لإنتاج بنسلين يحمل المجموعة المميزة المطلوبة .

وفى البداية ، ينمو الميسليوم بنشاط ويستهلك حمض اللاكتيك ومركبات النيتروجين العضوية كمصادر للكربون . وتتكون الأمونيا أثناء تحطم هذه المركبات . وبعد استهلاك المركبات النيتروجينية الجاهزة المتاحة يستهلك الفطر بعد ذلك اللاكتوز كمصدر كربونى ويصبح النمو أبطأ . ويتم تمثيل الأمونيا فى ذلك الوقت بنشاط وتنخفض درجة الحموضة . ويتزامن الانتاج النشط للبنسلين مع مرحلة استهلاك اللاكتوز والأمونيا وتزيد إضافة الجلوكوز من استهلاك الأمونيا ، وبذلك يزداد انتاج البنسلين . ويقل انتاج البنسلين عندما يستهلك اللاكتوز .

ودورة فترة التحضين تكون حوالى ٥ - ٦ أيام . وعند نهاية هذا الوقت ، يرشح الميسليوم من البيئة السائلة التى تحتوى على البنسلين . يخلط الراشح على البنسلين مع مذيب (خلات أميل أو بيوتيل) والمستحلب الناتج يطرد مركزيا لاستخلاص مذيب الخللات الذى يحتوى الآن على البنسلين . يضاف منظم فوسفاتى إلى الخللات ، ويستخلص البنسلين مع المنظم الفوسفاتى بواسطة الطرد المركزى . ويمكن تكرار الخطوة الأخيرة ، مستخدمين كميات أقل تتابعيا من

السائل . يضاف بيوتانول إلى الخليط السائل ، فيتبلور ملح بوتاسى للبنسلين من المحلول . ويجب تنقية بنسلين البوتاسيوم بعد ذلك ويستخدم فى هذه الصورة أو يمكن تحويله إلى بنسلين بروكينى (Perlman, 1979) .

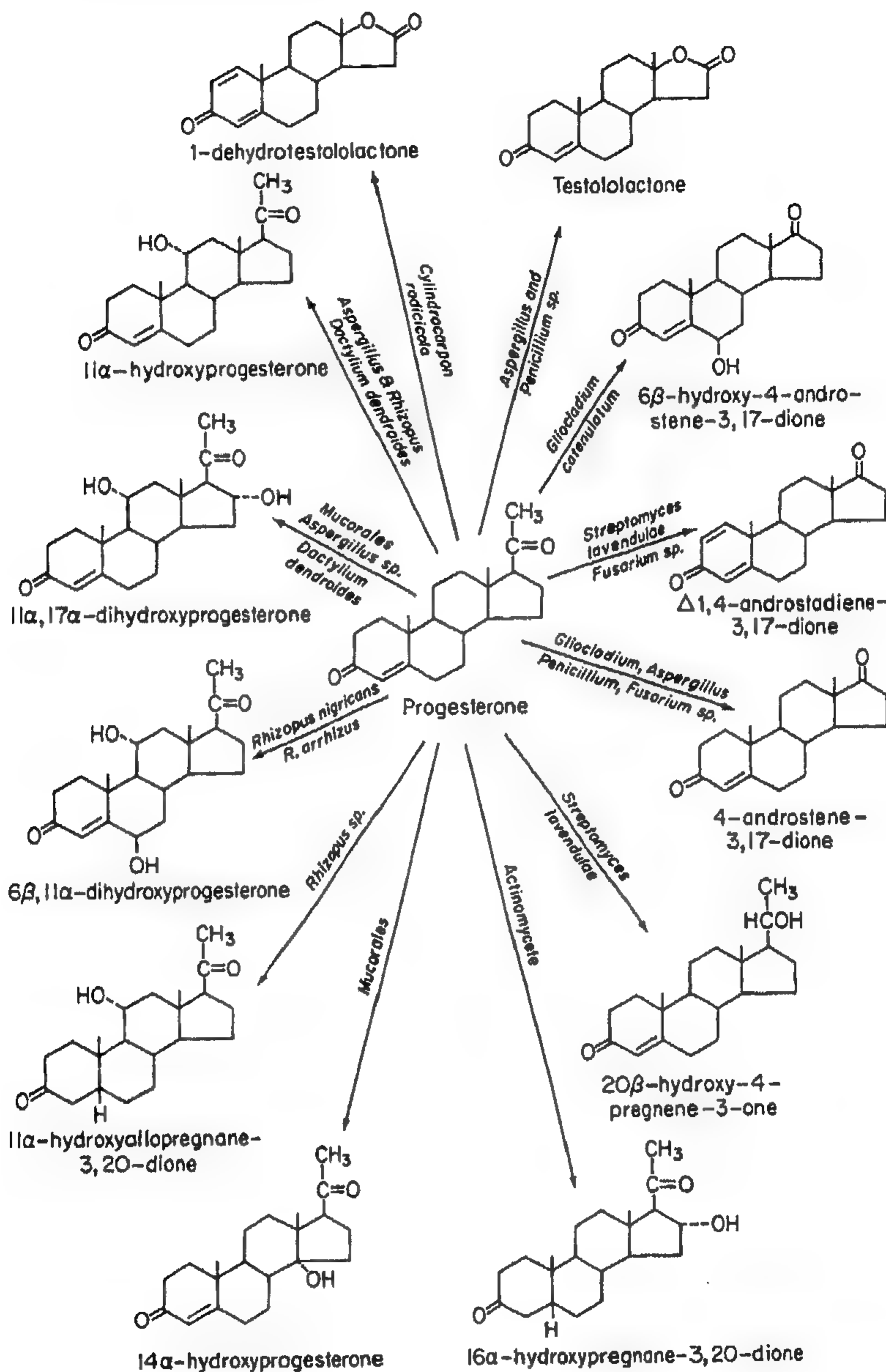
التخليق الحيوى للبنسلين Penicillin Biosynthesis

البنسلين المنتج أثناء المسارات التخليقية لا يتطلب النمو فحسب بل يعتمد أكثر على تلك المسارات التى تتطلب الثبات . ومفتاح المركبات الوسطية فى المسارات هو حمض البيروفيك ، الثالين والسستين . وكما ذكر سابقا (الفصل الثانى) ، حمض البيروفيك هو مركب يتطلب أن تأخذ دورة حمض الستريك (CA) مكانها . ويكون إنتاج البنسلين عند أقصى مدى له عندما تكون دورة حمض الستريك ليست نشطة أو إذا كان جزءا كبيرا من حمض البيروفيك يتحول إلى أسيتيل مرافق أنزيم أ ثم إلى أحماض دهنية . وتجمع حمض البيروفيك بذلك يمكن أن يكون متاحا لتخليق الثالين - اليسارى ، وهو الحمض الأمينى الذى يرتبط مع السستين أو أحد مشتقات السستين (يفترض أن تنشأ من دورة حمض الستريك) ليكون ثنائى الببتيد الذى يعتبر المادة البادئة للبنسلين ، سستينيل - يسارى - ثالين - يسارى . يرتبط هذا المركب الوسطى مع مجموعة أكيل من حمض فينيل خليك فى حالة بنسلين - ج أو مع مجاميع أكيل من بادئات متخصصة أخرى فى تخليق بنسيليوات أخرى . وكثير من التفاصيل المتعلقة بالتخليق الحيوى للبنسلين ليست معروفة .

تحويلات الستيرويد Steroid Conversion

الستيرويدات هي مجموعة من المركبات العضوية ذات الحلقات رباعية الأنوية (الحلقات العنصرية) التي توضح في شكل (١٥٤) . والستيرويدات نشطة حيويًا كهرمونات تنتج بواسطة الخصيتين ، المبايض ، القشرة الدرقية ، والمشيمة . وتختلف الستيرويدات في طبيعة مجموعات الجانبيه أو سلاسلها الجانبيه ، وتعطى هذه الاختلافات في التركيب إختلافات وظيفية حيوية للستيرويدات . وتستخدم الستيرويدات على نطاق واسع في المجال الطبي كمضادات للإلتهابات ، التخدير بالبنج ، كعوامل ضد الخصوية ، أو لعلاج العقم . ويمكن الحصول على الستيرويدات مباشرة من مصدر طبيعي أو يمكن تخليقها . ويمكن إنتاج نواة الستيرويد كيميائيًا ، وكثير من التحويلات أو الإضافات على السلسلة الجانبيه يمكن أيضا أن تنجز كيميائيًا . وبعض التغيرات يستحيل إنجازها بالطرق الكيميائية أو تكون مكلفة جدا وتحتاج إلى وقت طويل .

وكمثال للتحويل الصعب هو إضافة مجموعة هيدروكسيل للكربون - ١١ ، واللازم في تخليق الكورتيزون والكورتيزول . وقد أكتشف بالصدفة أن الفطر *Rhizopus arrhizus* يمكنه إنجاز إضافة مجموعة هيدروكسيل كعملية من خطوة واحدة وينتج هيدروكسي بروجسترون - ١١ بكميات قليلة ، بينما يستطيع الفطر *R. stolonifer* أن يتم نفس العمل وينتج كميات كبيرة . وبعد هذا الإكتشاف الرائد ، وجد أن كثيرا من أنواع الفطريات والبكتريا تستطيع تغيير مركبات الستيرويدات . وتستخدم أنواع من *Aspergillus* , *Rhizopus* بآتساع لهذا الغرض ، ولكن الفطريات ذات الكفاءة على تحويل الستيرويدات توجد في كل المجاميع الفطريات الرئيسية . والتغيرات التي يمكن أن تحدثها الفطريات هي



شكل (١٥٤) : بعض المشتقات المنتجة من البروجسترون بالتحويل بواسطة فطريات عديدة ، أحد الاستربتومييسيتات (*Streptomyces lavendulae*) وأحد الاكتينومييسيتات .

نزع الهيدروجين ، إضافة هيدروكسيل ، الأكسدة الزائدة ، نزع سلسلة جانبية ،
والتمدد لحلقة السيترويدات الخماسية إلى حلقة سداسية .

وقد أستخدمت التحولات الميكروبيولوجية للسيترويدات بكثرة فى الإنتاج
التجارى لمركبات السيترويدات ، والتى تخلق غالبا باستخدام مشترك كيميائى
وميكروبيولوجى للتحولات . وإذا كان أحد التحولات يمكن إجراؤه كيميائيا
بسهولة ، فإنه يتم بواسطة الكيميائى . ولكن إذا كان مثل هذا التفاعل صعبا
كيميائيا أو مكلفا ، أو غير عملى ؛ وإذا كان أحد الكائنات الحية الدقيقة يمكن أن
يتمه بسهولة وبدون تكلفة ، فإن التحول يجرى بالاستعانة بالكائن الدقيق .
وعمليا ، يجب استخدام التحولات الكيميائية والميكروبيولوجية فى نفس الوقت
وبأى تتابع للحصول على المنتج المطلوب فى النهاية مع مراعاة الجدوى
الإقتصادية .

ولانجاز تحولا ميكروبيولوجيا ، ينمى الفطر أو البكتيريا فى ورق أو خزان
على بيئة تدعم نموا جيدا لفترة ١٧ - ٤٨ ساعة مع التقليب والتهوية . وبعد
الحصول على النمو الجيد للكائن الحى الدقيق ، تؤخذ كمية محسوبة من بادىء
الستيرويد وتذاب فى مذيب وتضاف إلى البيئة . وعندئذ يؤثر الإنزيم (أو
الإنزيمات) المنتج بواسطة الكائنات الحية الدقيقة على تحول بادىء الستيرويد .
وتختلف الدرجات المثلى من الحرارة ، التهوية ، التقليب ، الحموضة ، والوقت
بحسب كل تحول مطلوب ، ويجب أن يتم التحكم فى هذه العوامل بدقة . والفترة
العادية للتحول هى ٢٤ - ٤٨ ساعة . ينتج الستيرويد المحور من البيئة
باستخلاصه بمذيب مثل كلوريد الميثيلين ، كلوريد الإثيلين ، أو الكلوروفوم .

الإرجوت ، التسمم الإرجوتى ، وقلويدات الإرجوت

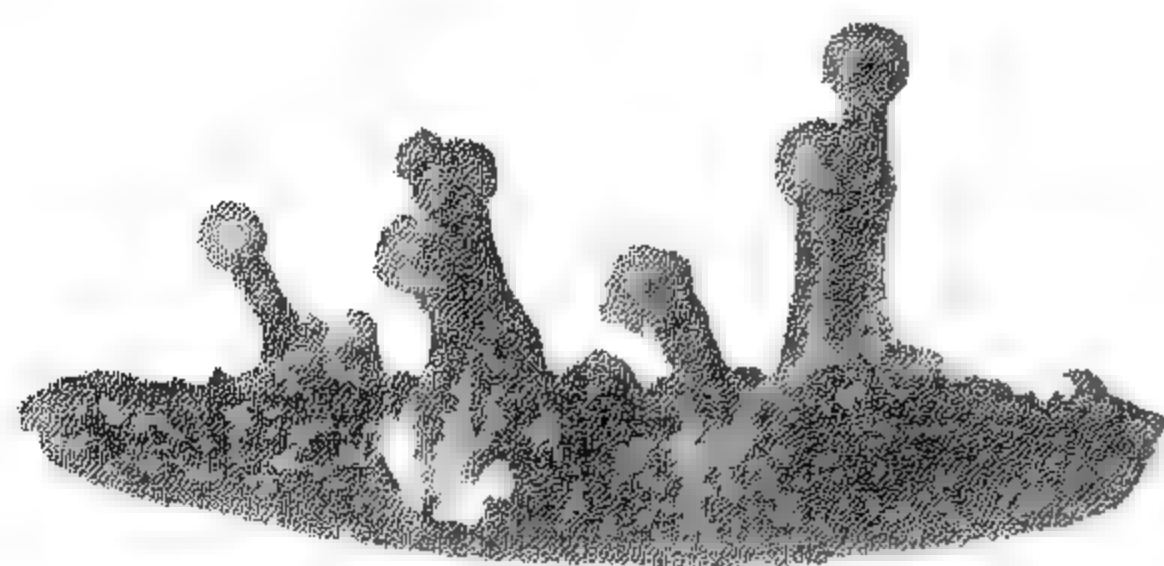
Ergot, Ergotism, and Ergot Alkaloid

الإرجوت هو الجسم الحجرى للفطر الأسكى الدورقى *Claviceps purpurea* ، الذى يصيب الشيلم وبصورة أقل الحبوب الأخرى . تنمو الأجسام الحجرية التى عبرت الشتاء لتعطى حشية ثمرية لحمية تحمل أجساما ثمرية دورقية . تصيب الجراثيم الأسكية المنطلقة مبايض الشليم . يتوقف النمو الطبيعى للحبة ، وينمو فى مكانها جسم حجرى أسود أرجوانى صلب (شكل ١٥٥) .

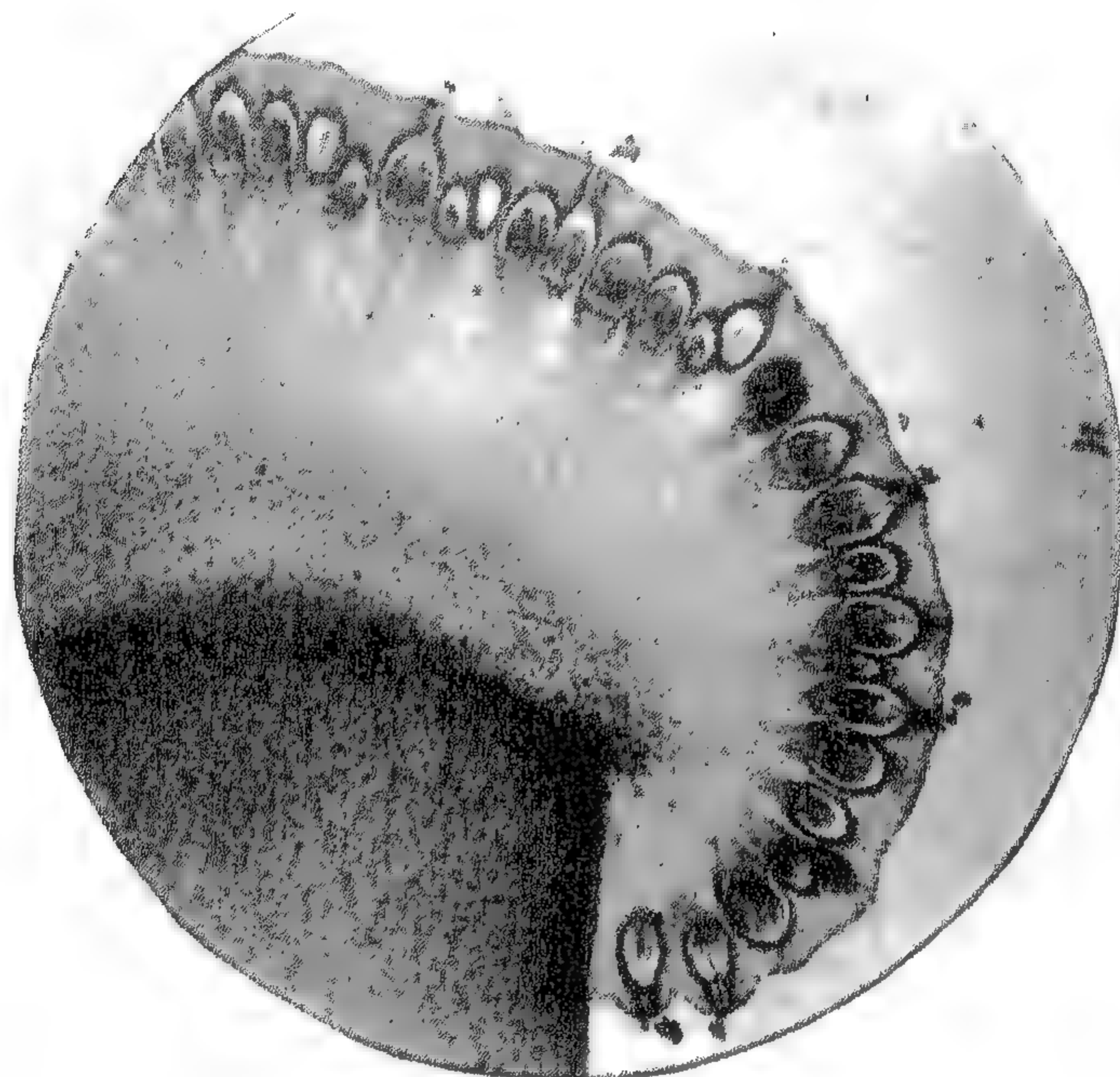
وإذا أستهلك الأرجوت بكميات كبيرة (حيث تكون الأجسام الحجرية موجودة فى الدقيق المطحون) فإن مرضا يعرف باسم التسمم الأرجوتى "ergotism" ينشأ . و قطعان الماشية فى الحقل أيضا يمكن أن تتسمم بالأجسام الحجرية إذا أكلت أعشابا مصابة . تتقلب الماشية من جانب لآخر ، يصيبها الكساح ، والغرغرينا ، ويحتمل إلتهايات فى القناة الهضمية (Brook and White, 1966) .

ويتيمز التسمم الإرجوتى فى الإنسان بالقيء ، الشعور الدائم بالسخونة أو بالبرودة ، ألم فى عضلات الساقين ، إصفرار الوجه ، تبقع الكفين والقدمين ، الأسهال ، وضعف الوظائف الحسية . ويصبح الإنسان المصاب بالتسمم الإرجوتى هستيريا ومهلوسا . ويصاب البعض برجفة شديدة ، فى حين تصاب الأطراف السفلى للآخرين بغرغرينا وتتساقط . ويحدث إجهاض طبيعى باستمرار للنساء الحوامل بسببه والحالات الشديدة من التسمم الإرجوتى قاتلة .

وقد ساد وباء بالتسمم الإرجوتى فى أوروبا فى العصور الوسطى ، عندما كان الشيلم يستخدم على نطاق واسع . وقد غير التسمم الإرجوتى وجه التاريخ مرة



(a)



(b)

شكل (١٥٥) : الفطر *Claviceps purpurea* ، الذي يسبب الإرجوت في الحبوب : (a) ثمار أسكية لحمية تخرج من حبة شيلم تحولت إلى جسم حجري ؛ (b) منظر مكبر لقمة الجسم الثمري يوضح الأجسام الثمرية الدورية مطمورة داخل الحشية الثمرية .

واحدة على الأقل : فلم يتمكن بيتر العظيم (Peter the Great) في روسيا من السيطرة على بعض الموانئ في البحر الأسود عام ١٧٧٢ لأن الجنود اشتروا خبز الشيلم لأنفسهم وأطعموا منه الخيول فأصابته الرجفة الجنود ورقدت الخيول

تتقلب على جانبيها (Carefoot and Sprott, 1967) . ومن المحتمل أيضا أن النساء تعصبن ضد السحر لأن ناصحهم القديم فى مستعمرة وادى مساكستس Massachusetts بمنطقة سالم Salem أصيب بالتسمم الأرجوتى (Caporael, 1976) . وحديثا وفى عام ١٩٥١ حدث وباء إرجوتى فى منطقة القديس بونت بفرنسا ونتج عنه موت أربعة من البشر ودخول المصحات أكثر من ١٥٠ شخصا كانوا يعانون من الهستيريا . وكان هذا الوباء لآثار الدقيق الملوث .

وأصل المواد الفعالة فى الإرجوت والمسئولة عن التسمم الأرجوتى هى القلويدات : إرجومتريين ، إرجوميتريين ، إرجوتامين ، وإرجوتامينين ، التى توجد فى الجسم الحجرى . وتؤدى هذه القلويدات إلى إرتخاء العضلات والسد الاختيارى لجهاز العصب السيمبثاوى . وقد وجد استخدام طبى حديث لها حيث تؤدى إلى انبساط الرحم لخروج الطفل الوليد ، وأيضا للإسراع من عودة الرحم إلى حجمه الطبيعى بعد وضع المولود ، فى علاج عدم انتظام الدورة الدموية ، وفى علاج حالات الصداع النصفى .

إن المشكلة الحديثة فى علم الفطريات هى طلب مصانع الأدوية لمصدر قلويدات الإرجوت . وحتى حوالى عام ١٩٥٠ ، باعت محاولات إنتاج القلويدات فى مزرعة عن طريق تقنيات معملية تحويلية بالفشل ، وكان المصدر الوحيد للقلويدات هو الأجسام الحجرية المتحصل عليها من الشيلم المصاب طبيعيا ، أو الشيلم الذى تجرى له العدوى خصيصا لهذا الغرض . وعدوى الشيلم تحت ظروف الحقل تعتبر مخاطرة حيث تعتمد على الظروف البيئية الملائمة لنمو الأجسام الحجرية ، وعند أحسن الظروف ، فإن محصولا واحدا فقط من الأجسام الحجرية هو الذى يمكن الحصول عليه فى الموسم الواحد . ولا يزال البحث مستمرا لحقائق أكثر

وطرق إنتاج للحصول على قلويدات الإرجوت . وقد بدأت عملية إنتاجها في
المعمل في فرنسا عام ١٩٦٩ ، ولكن طرق الإنتاج على نطاق واسع لاتزال في
طور النمو .

REFERENCES

- Ahmad, S.S., and P.G.Miles. (1970). Hyphal fusions in *Schizophyllum commune*. 2. Effects of environmental and chemical factors. *Mycologia* 62 : 1008 - 1017.
- Ahmadjian, V. (1964). Further studies on lichenized fungi. *Bryologist* 67 : 87 - 98.
- Ahmadjian, V. (1965). Lichens. *Ann.Rev.Microbiol.* 19 : 1 - 20.
- Ahmadjian, V. (1966 - a). Lichens. In : Henry, S.M., Ed., *Symbiosis*. Academic Press, New York. 1 : 35 - 97.
- Ahmadjian, V. (1966 - b). Cultural and physiological aspects of the lichen symbiosis. In : Jensen, W.A., and L.G.Kavaljian, Eds., *Plant biology today - advances and challenges*. Wadsworth Publishing Co. Inc., Belmont, Calif. pp. 148 - 163.
- Ahmadjian, V. (1966 - c). Artificial reestablishment of the lichen *Cladonia ctistella*. *Science* 151 : 199 - 251.
- Ahmadjian, V. (1967 a). *The lichen symbiosis*. Blaisdell Publishing Co., Waltham, Mass. 152 pp.
- Ahmadjian, V. (1967 - b). A guide to the legae occurring as lichen symbionts : isolation, Culture, cultural physiology, and identification. *Phycologia* 6 : 127 - 160.
- Ahmadjian, V. (1973). Resynthesis of lichens In : Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., *The lichens*. Academic Press, New York. pp. 565 - 579.
- Ahmadjian, V., L.A.Russell, and K.C.Hildreth. (1980). Artificial establishment of lichens. I. Morphological interactions between the phycobionts different lichens and the mycobionts *Cladonia ctistella* and *Leaneacanora chtysoleuca*. *Mycologia* 72 : 73 - 89.
- Ainsworth, G.C. (1968). Fungal parasites of vertebrates. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 3 : 211 - 226.

References

- Aist, J.R. (1976). Papillae and related wound plugs of plant cells. (1976). *Ann. Rev. Phytopathol.* 14 : 145 - 163.
- Alasoadura, S.O. (1963). Fruiting in *Sphaerobolus* with refernce to light. *Ann. Botany London II.* 27 : 123 - 145.
- Alasodura, S.O. (1963). Feuiting in *Sphaerobolus* with special reference to light. *Ann. Botany* 27 : 125 - 145.
- Alexander, M. (1977). Introduction to soil microbiology, Second ed. John Wiley & Sons, Inc., New York. 467.
- Allcroft, R. (1969). Aflatoxicosis in farm animals. In : Goldblatt, L.A., Ed., *Aflatoxin - scientific background, control and implications.* Academic Press, New York. pp. 237 - 264.
- Allen, P.J. (1954). Physiological aspects of fungus diseases of plant. *Ann. Rev. Plant Physoil.* 5 : 225 - 248.
- Allen, P.J. (1959). Metabolic considerations of obligate parasitism. In : Holton, C.S., Ed., *Plant pathology - problems and progress (1908 - 1959).* University of Wisconsin Press, Madison, Wisc. pp. 119 - 129.
- Apple, J.L. (1977). The theory of disease management. In : Horsfal, J.G., and E.B. Cowling, Eds., *Plant disease - an advanced treatise.* Academic Press, New York 1 : 79 - 101.
- Aragaki, M. (1962). Qualtiy of radiation inhibitroy to sporulation of *Alternaria tomato.* *Phytopathology* 52 : 1227 - 1228.
- Arditti, J. (1979). Aspects of the physiology of orchids. *advan. Botan. Res.* 7 : 421 - 655.
- Arnstein, H.R.V., and R. Bentley. (1953). The biosynthesis of kojic acid 1. Production from {1 - 14 C} and {3 : 4 - 14C2}†glucose and {2 - 14C} - 1 : 3 dihydroxyacetone. *Biochem. J.* 54 : 493 - 508.
- Aronoson, J.M. (1965). The cell wall. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise.* Academic Press, New York . 1 : 49 - 76.

References

- Aschan - Aberg, K. (1958). The production of fruit bodies in *Collybia velutipes* II. Further studies on the influence of different culture conditions. *Physiol. Plant.* 2 : 312 - 328.
- Asthana, R.P., and L.E.Hawker. (1963). The influence of certain fungi on the sporulation of *Melanospora destruens* Shear, and of some other Ascomycetes. *Ann. Botany London* 50 : 325 - 344.
- Backus. M.P., and J.F.Stauffer. (1955). The production and selection of family of strains in *Penicillium chrysogenum*. *Mycologia* 47 : 429 - 463.
- Bailey, R.H. (1976). Ecological aspects of dispersal and establishment in lichens. In : Brown D.H., D.L. Hawksworth, and R.H.Bailey, Eds., *Lichenology : progress and problems*. Academic Press, New York. pp. 215 - 247.
- Baker, E.D., and L.P. Cadman. (1963). Candidiosis in pigs in northwestern Wisconsin. *J.Am.Vet.Med.Assoc.* 142 : 763_ 767.
- Baker, G.E. (1966). Inadvertent distribution of fungi. *Can.Microbiol.* 12 : 109 - 112.
- Baker, J.M. (1963). Ambrosia beetles and fungi, with particular reference to *Platypus cylindrus* Fab. In : *Symbiotic associations*. Thirteenth Symp. Soc. Gen. Microbiol. 13 : 232 - 265.
- Balan, J., and H.A. Lechevalier. (1972). The predacious fungus *Arthrobotrys dactyloides* : induction of trap formation. *Mycologia* 64 : 919 - 922.
- Barksdale, A.W. (1962). Effect of nutritional deficiency on growth and sexual reproduction of *Achlya ambisexualis*. *Am.J.Botany* 49 : 633 - 638.
- Barksdale, A.W. (1967). The sexual hormones of fungus *Achlya*. *Ann. N.Y.A cad. Sci.* 144 : 313 - 319.
- Barksdale, A.W. (1970). Nutrition and antheridiol - induced branching in *Achlya ambisexualis*. *Mycologia* 62 411 - 420.
- Barksdale, A.W., T.C.McMorris, R.Seshadri, T. Arunachalam, J.A.Edwards, J.Sundeen, and D.M. Green. (1974). Response of

//////////////////////References//////////////////////

- ACHLYA AMBISEXUALIS* E 87 to hormones antheridiol and certain other steriods. J.Gen. Microbiol. 82 : 295 - 299.
- Barneet, H.L., and V.G. (1947 - b). The relationship of thiamin to the production of perithecia by *Ceratostomella fimbriata*. Mycologia 39 : 699 - 708.
- Barneet, H.L., and V.G. (1950). Influence of nutritional and environmental factors on asexual reproduction of *Choanephora cucuritarum* in culture. Phytopathology 40 : 80 - 89.
- Barneet, H.L., and V.G. Lilly. (1947 - a). The effects of biotin upon the formation and development of perithecia, asci, and ascospores by *Sordaria fimicola* Ces. and DeNot. Am.J.Botany 34 : 196 - 204.
- Barnett, H.L. (1963). The nature of mycoparasitism by fungi. Ann.Rev.Microbiol. 17 : 1 - 14.
- Barnett, H.L. (1964). Mycoparasitism. Mycologia 56 : 1 - 19.
- Barnett, H.L. (1968). The effects of light, pyridoxine, and biotin on the development of the mycoparasite, *Gonatobotryum fuscum*. Mycologia 60 : 244 - 251.
- Barnett, H.L., and F.L. Binder. (1973). The fungal - host parasite relationship. Ann.Rev.Phytopathol. 11 : 273 - 292.
- Barnett, H.Land V.G.Lilly, (1958). Parasitism of *Calcarisporium parasiticum* on species of Physalospora and related fungi. West Virginia University Agr. Expt.Sta.Bull. 420T : 1 - 37.
- Barnett, H. Land V.G.Lilly, (1962). A destructive mycoparasite, *Gliocladium roseum*. Mycologia 54 : 72 - 77.
- Barows, J.B., and R.W.Roncadori. (1977). Endomycorrhizal synthesis by *Gigaspora margarita* in Poinsettia. Mycologia 69 : 1173 - 1184.
- Barron, G.L. (1977). The nematode - destroying fungi. Canadian Publication Ltd., Guelph. 140 pp.
- Bartnicki-Garcia, S., and W.J. Nickerson. (1962). Nutrition, growth, and morphogenesis of *Mucor rouxii* J. Bacteriol. 84 : 841 - 585.

References

- Barton, R. (1960). Antagonism amongst some sugar fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 160 - 167.
- Bateman, D.F., and R.L.Millar. (1966). Pectic enzymes in tissue degradation. Ann.Rev.Phytopathol. 4: 119 - 149.
- Batra, L.R. (1967). Ambrosia fungi : a taxonomic revision, and nutritional studies of some species. Mycologia 59 : 976 - 1017.
- Batra, L.R., and P.D.Millner. (1974). Some Asian fermented foods and beverages and associated fungi. Mycologia 66 : 942 - 950.
- Batra, L.R., and S.W.T. Batra. (1979). Termit - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 117 - 163.
- Batra, S.W.T., and L.R.Batra. (1967). The fungus gardens of insects. Sci.Am. 217 : 112 - 120.
- Beauverie, J. (1914). Les Muscardines - le genre *Beauveria* Vuillemin. Rev.Gen.Botan. 26 : 81 - 105, 157 - 173.
- Beckman, C.H. (1964). Host responses to vascular infection. Ann.Rev.Phytopathol. 2: 231 - 252.
- Benedict, R.G. (1972). Mushroom toxins other than Amanita. In : Kadis, S., A.Ciegler, and S.J.Ajl, Eds., Microbial toxins. Academic Press, New York. 8 : 281 - 320.
- Bereston, E.S. (1964). Occupational fungus infection, H.M., Ed., The diagnosis and treatment of fungal infections. Charles C. Thomas, Springfield. III. p. 99 - 111.
- Berger, R.D. (1977). Application of epidemiological principles to achieve plant disease control. Ann. Rev. Phytopathol. 15 : 165 - 183.
- Berquist, R.R., and J.W. Lorbeer. (1972). Apothecial production, compatibility and sex in *Botryotinia squamosa*. Mycologia 64 : 1270 - 1281.

References

- Berry, C.R. (1959). Factors affecting parasitism of *Piptocephalis* on other Mucorales. *Mycologia* 51: 824 - 832.
- Berry, C.R., H.L. Barnett. (1957). Mode of parasitism and host range of *Piptocephalis virginiana*. *Mycologia* 49 : 374 - 386.
- Bessey, E.A. (1950). Morphology and taxonomy of fungi. Hanfner Press, New York. 791 pp.
- Birch, L.C., and D.P. Clark. (1953). Forest soil as an ecological community with special reference to fauna. *Quart. Rev.Biol.* 28 : 13 - 36.
- Birkinshaw, J.H. (1956). Chemical constituents of the fungal cell 2. Special chemical products. In : Ainsworth. G.C., and A.S. Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 1 : 179 - 228.
- Bistis, G.N. (1956). Sexuality in *Ascobolus stercorarius*. I. Morphology of the ascogonium; plasmogamy; evidence for a sexual hormonal mechanism. *Am.j.botany* 43 : 389 - 394.
- Bistis, G.N. (1957). Sexuality in *Ascobolus sterocorarius*. II. Preliminary experiments on various aspects of the sexual process. *Am.J.Botany* 44 : 436 - 443.
- Bistis, G.N., and S.G. Georgopoulos. (1979). Some aspects of sexual reproduction in *Nectria haematococca* Var *cucurbitae*. *Mycologia* 71 : 127 - 143.
- Bliss, L.C., and E.B. Hadley. (1964). Photosynthesis and respiration of alpine lichens. *Am.J.Botany* 51 : 0 - 874.
- Block, S.S., R.L. Stephens, A. Bareto, and W.A. Murril. (1955). Chemical idenification of the *Amanita* toxin in mushrooms. *Science* 121 : 505 - 506.
- Blood, D.C., and J.A. Henderson. (1960). Veterinary medicine. Williams and Wilkins Co., Baltimore. 1008 pp.
- Blum, O.B. (1973). Water relations. In : Ahmadjian, V., and M.E. Hale, Eds., *The lichens*. Academic Press, New York pp. 381 - 400.

References

- Blumenthal, H.J. (1965). Carbohydrate metabolism 1. Glycolysis. In : Ainsworth, G.C., and A.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 229 - 268.
- Blumenthal, H.J. (1976). Reserve carbohydrates in fungi In: Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 292 - 307.
- Blumenthal, H.J., and S. Roseman. (1957). Quantitative estimation of chitin in fungi. J.Bacteriol. 74 : 222 - 224.
- Bonner, R.D., and C.L. Fergus. (1960). The influences of temperature and relative humidity on growth and survival of silage fungi. Mycologia 52 : 642 - 647.
- Boosalis, M.G. (1964). Hyperparasitism. Ann. Rev. Phytopathol. 2 : 363 - 376.
- Bowen, G.D. (1973). Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In : Marks, G.C., and T.T.Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 151 - 205.
- Braun, A.C. (1959). Growth is affected. In : Horsfall, J.C., and A.E. Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1: 189 - 248.
- Braun, A.C. (1965). Toxins and cell wall dissolving enzymes in relation to plant disease. Ann. Rev. Phytopathol. 3 : 1 - 18.
- Brennan, P.J., and D.M. Lösel. (1978). Physiology of fungal lipids : selected topic. Adv. in Microbial Physiol. 17 : 47 - 179.
- Brian, P.W. (1951). Antibiotics produced by fungi. Botan. Rev. 17 : 357 - 430.
- Brian, P.W. (1960). Antagonistic and competitive mechanisms limiting survival and activity of fungi in soil. In: Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 115 - 129.
- Broadbent, D. (1966). Antibiotics produced by fungi. Botan.Rev. 32 : 219 - 242.

References

- Broadbent, L. (1960). Dispersal of inoculum by insects and other animals, including man. Horsfall, J.G., and A.E.Diamond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 97 - 135.
- Brodie, H.J. (1951). The splash - cup dispersal mechanism in plants. Can.J.Botany 29 : 224 - 234.
- Brodie, H.J. (1956). The structure and function of the Nidulariaceae. Svensk.Botan. Tidsskr. 50 : 142 - 162.
- Brodie, H.J., and P.H.Gregory. (1953). The action of wind the dispersal of spores from cup - shaped plant structures. Can.J.Botany 31 : 402 - 410.
- Brook, P.J., and E.P.White. (1966). Fungus toxins affecting mammals. Ann.Rev.Phytopathology 4 : 171 - 194.
- Brooks, M.A. (1963). Symbiosis and aposymbiosis in arthropods. In : Symbiotic associations. Thirteenth Symp. Soc. Gen. Microbiol. 13 : 200 - 231.
- Brown, W. (1925). Studies on the genus *Fusarium*. II. An analysis of factors which determine the growth - forms of certain species. Ann. Botany London 39 : 373 - 408.
- Brown, W., and A.S. Horne. (1926). Studies on the genuse *Fusarium*. III. An analysis of factors which determine certain microscopic features of *Fusarium* strains. Ann. Botany London 40 : 203 - 221.
- Bu'Lock, J.D. (1979). Industrial alcohol. In : Bull, A.T., D.C. Ellwood, and C.Ratledge, Eds., Microbial technology : current state, future prospects. Symp. Soc. Gen.Microbiol. 29 : 308 - 325.
- Bu'Lock, J.D., and H.M.Smalley. (1961). Biosynthesis of aromatic substances from acetyl - and malonyl - coenzyme A . Proc. Chem. Soc. 1961 : 209 - 211.
- Buck, R.W. (1961). Mushroom poisoning since (1924) in the United States. Mycologia 53 : 537 - 538.

References

- Bull, A.T., D.C. Ellwood, and C.Ratledge. (1979). The changing scene in microbial technology. In : Bull, A.T., D.C. Ellwood, and C. Ratledge, Eds., Microbial technology : current state, future prospects. Symp. Soc. Gen.Microbiol. 29 : 1 - 28.
- Buller, A.H.R. (1909). Researches on fungi. Vol. 1. Longman, Inc., New York, London. 287 pp.
- Buller, A.H.R. (1914). The fungus lore of the Greeks and Romans. Trans.Brit.Mycol.Soc. 5 : 21 - 66.
- Buller, A.H.R. (1922). Researches on fungi. Vol. 2. Longman, Inc. London. 294 pp.
- Buller, A.H.R. (1922). Upon the ocellus function of the subsporangial swelling of *Pilobolus*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 7 : 61 - 64.
- Buller, A.H.R. (1924). Researches on fungi. Vol. 3. Longman, Inc., New York, London. 611 pp.
- Buller, A.H.R. (1933). Researches on fungi. Vol. 5. Longman, Inc., New York, London. 416 pp.
- Buller, A.H.R. (1934). Researches on fungi. Vol. 6. Longman, Inc., New York, London. 513 pp.
- Bulter, E.E. (1957). *Rhizoctonia solani* as a parasite of fungi. Mycologia 49 : 354 - 373.
- Burges, A. (1965). The soil microflora - its nature and biology. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 21 - 32.
- Burges, A. (1967). The decomposition of organic matter in the soil. In : Burges, A., and Raw, Eds., Soil biology. Academic Press, New York. pp. 479 - 492.
- Burges, A., and E.Fenton. (1953). The effect of carbon dioxide on the growth of certain soil fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 36 : 104 - 108.
- Burges, A., and P.Latter. (1960). Decomposition of humic acid by fungi. Nature 186 : 404 - 405.

References

- Burkholder, P.R. 1943. Vitamin deficiencies in yeasts. Am. J. Botany 30 : 206 - 211.
- Burkholder, P.R., and D. Moyer. (1943). Vitamin deficiencies of fifty yeasts and molds. Bull. Torrey Bot. Club 70 : 372 - 377 .
- Burnett, J.H. (1956). The mating systems of fungi I. New Phytol. 50 : 50 - 90.
- Burnett, J.H. (1975). Mycogenetics - an introduction to the general genetics of fungi. John Wiley & Sons, Inc., New York. 375 pp.
- Burnett, J.H. (1976). Fundamentals of mycology, Second ed. Crane Russak & Company, Inc. 673 pp. Cantino, E.C., and E.A. Horenstein. (1956). The stimulatory effect of light upon growth and Co₂ fixation in *Blastocladiella* I. The S. K.I. cycle. Mycologia 48 : 777 - 799.
- Burnett, J.H. (1976). Fundamentals of mycology. Second ed. Crane Russak and Co, New York. 673 pp.
- Burnett, J.H., and M.E. Boulter. (1963). The mating systems of fungi II. Mating systems of Gasteromycetes *Mycocalia denudata* and *M. durianena*. New Phytol. 62 : 217 - 236.
- Bushnell, W.R. (1972). Physiology of fungal haustoria. Ann. Rev. Phytopathol. 10 : 151 - 176.
- Buxton, E.W. (1959). Mechanisms of variation in *Fusarium oxysporum* in relation to host - parasite interactions. Sin Press, Madison, Wis. pp. 183 -191.
- Buxton, E.W. (1960). Heterokaryosis, saltation, and adaptation. III. Heterokaryosis as a factor in variability. In : Horsfall, J.G., and A.E. Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. 2 : 365 - 380. Academic Press, New York.
- Buxton, E.W. (1960). Heterokaryosis, saltation, and adaptation. In : Horsfall, J.G., and A.E. Dimond, eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 359 - 405.
- Cameron, J.W. MacB. (1963). Factors affecting the use of microbial pathogens in insect control. Ann. Rev. Microbiol. 8 : 265 - 286.

References

- Cantino, E.C, (1966). Morphogenesis in aquatic fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. 2 : 283 - 337.
- Cantino, E.C, and E.A.Horenstein. (1959). The stimulatory effect of light upon growth and carbon dioxide fixation in *Blastocladiella*. III. Further studies, in vivo and in vitro. *Physiol. Plant.* 12 : 251 - 263.
- Cantion, E.C. (1966). Morphogenesis in aquatic fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 283 - 337.
- Cantion, E.C., and G.Turian. (1959). Physiology and development of lower fungi (Phycomycetes). *Ann. Rev. Microbiol.* 13 : 97 - 124.
- Caporael, L.R. (1976). Ergotism : the satan loosed in Salem ? *Science* 192 : 21 - 26.
- Carefoot, G.L., and E.R. Sporott. (1967). *Famine on the wind*. Rand McNally & Company, Skokie, III. 229 pp.
- Chang, S.T. (1980). Mushrooms as human food. *Bioscience* 30 : 399 - 401.
- Carlile, M.J. (1965) The photobiology of fungi. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16 : 175 - 202.
- Carlile, M.J. and L.Machlis. (1965 a). The responses of male gametes of *Allomyces* to the sexual hormone sirenin. *Am.J.Botany* 52 : 478 - 483.
- Carlile, M.J. and L.Machlis. (1965 b). A comparative study of the chemotaxis of the motile phases of *Allomyces*. *Am.J.Botany* 52 : 484 - 486.
- Cartwright, K.St.G., and W.P.K. Findlay. (1934). Studies in the physiology of wood - destroying fungi. II. Temperature and rate of growth. *Ann. Botany London* 48 : 481 - 495 .
- Casselton, P.J. (1976). Anaplertotic pathawys. In : J.E., and D. R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 121 - 136.

References

- Chapman, H.C. (1974). Biological control of mosquito larvae. *Ann.Rev.Entomol.* 19 : 33 - 59.
- Chen, A.W., and D.M. Griffin. (1966). Soil physical factors and the ecology of fungi. VI. Interaction between temperature and soil moisture. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 49 : 551 - 561.
- Chesters, C.G.C., and R.H.Thornton. (1956). A comparison of techniques for isolating soil fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 39 : 301 - 313.
- Choinski, J.S., and J.T. Mulins. (1977). Ultrastructural and enzymatic evidence for the presence of microbodies in the fungus *Achlya*. *Am.J.Botany* 64 : 593 - 599.
- Christensen, C.M., and H.H.Kaufmann. (1965). Deterioation of stored grains by fungi. *Ann.Rev.Phytopathol.* 3 : 69 - 84.
- Clark, F.E. (1965). The concept of competition in microbial ecology. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder. Eds., *Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 339 - 347.
- Clowes, F.A.L. (1951). The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. *New Phytologist* 50 : 1 - 16.
- Cobb, F.W., C.L.Fergus, and W.J.Stambaugh. (1961). The effect of temperature on ascogonial and perithecial development in *Ceratocystis fagacearum*. *Mycologia* 53 : 91 - 97.
- Cochran, K.W., and M.W. Cochran. (1978). *Clitocybe clavipes* antabuse - like reaction to alchol. *Mycologia* 70 : 1124 - 1126.
- Cochrane, J.C., V.W. Cochrane, F.G.Simon, and J. Spaeth. (1963). Spore germination and carbon metabolism in *Fusarium solani*. I. Requirements for spore germination. *Phytopathology* 53 : 1155 - 1160.
- Cochrane, V.W. (1958). *Physiology of fungi*. Jhon Wiley & and Sons, Inc., New York. 524 pp.
- Cochrane, V.W. (1958). *Physiology of fungi*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 452 pp.

References

- Cochrane, V.W. (1966). Respiration and spore germination. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. pp. 201 - 215.
- Cochrane, V.W., J.C. Cocharane, J.M. Vogel, and R.S. Coles, Jr. (1963). Spore germination and metabolism in *Fusarium solani*. IV. Metabolism of ethanol and acetate. J.Bacteriol. 86 : 312 - 319.
- Cochrane, V.W. (1976). Glycolysis. In : Smith, J.E., and D.R. Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 65 - 91.
- Collins, J.F., and H.L. Kornberg. (1960). The metabolism of C2 compounds in micro - organisms 4. Synthesis of cell materials from acetate by *Aspergillus*. Biochem. J. 77 : 430 - 438.
- Comandon, J., and P. de Fonbrune. (1938 a). Recherches expérimentales sur les champignons prédateurs de nématodes du sol. Conditions de formation des organes de capture. Compt.Rend.Soc.biol. Paris. 129 : 619 - 620.
- Comandon, J., and P. de Fonbrune. (1938 b). Recherches expérimentales sur les champignons prédateurs de nématodes du sol. Les pièges garrotteurs. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 129 : 620 - 622.
- Comandon, J., and P. de Fonbrune. (1938 c). Recherches expérimentales sur les champignons prédateurs de nématodes du sol. Les glaux ou pièges collants. Compt.Rend.Soc.biol. Paris 129 : 623 - 625.
- Couch, J.N., and C.J. Umphlett. (1963). *Coelomomyces* infection. In : Steinhaus, E. Ed., Insect pathology an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 149 - 188.
- Craigie, J.H. (1927). Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi. Nature 120 : 765 - 767.
- Cridland, A.A. (1962). The fungi in Cordaitan rootlets. Mycologia 54 : 230 - 234.
- Croose, A.F. (1967 A). Induction of meiosis in yeast I. Timing of cytological and biochemical events. Planta 76 : 209 - 226.

References

- Cröse, A.F. (1967 b). Induction of meiosis in yeast II. Metabolic factors leading to meiosis. *Plant* 76 : 227 - 237.
- Cruickshank, I.A.M. (1963). Phytoalexins. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1: 351 - 374.
- Cuppett, V.M., and V.G. Lilly. (1973). Ferrous iron and the growth of twenty isolates of *Phytophthora* in - festans in synthetic media. *Mycologia* 65 : 67 - 77.
- Davis, R.H. (1966). Mechanisms of inheritance 2. Heterokaryosis. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., *The fungi - an advanced Press*, New York. 2 : 567 - 588.
- Deploey, J.J. and C.L. Fergus. (1975). Growth and sporulation of thermophilic fungi and actinomycetes in O₂ - N₂ atmospheres. *Mycologia* 67 : 780 - 797.
- Dickens, F. (1958). Recent advances in knowledge of the hexose monophosphate shunt. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 75 : 71 - 94.
- Diener, U.L., and N.D.Davis. (1969). Aflatoxin formation by *Aspergillus flavus*. In : Goldblatt, L.A., Ed., *Aflatoxin - scientific background, control and implications*. Academic Press, New York. pp. 13 - 54.
- Dimond, A.E. (1970). Biophysics and biochemistry of the vascular wilt syndrome. (1970). *Ann. Rev. Phytopathol.* 8 : 310 - 322.
- Dixon, P.A. (1961). Spore dispersal in *Chaetomium globosum* (Kunze). *Nature* 191 : 1418 - 1419.
- Dobbs, C.G., W.H. Hinson, and J.Bywater. (1960). Inhibition of fungal growth in soils. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., *The ecology of soil fungi : an international symposium*. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 130 - 147.
- Dodge, B.O. (1924). Aecidiospore discharge as related of the spore wall. *J.Agr.Res.* 27 : 749 - 756.
- Dowding, E.S. (1955). *Endogone* in Canadian rodents. *Mycologia* 47 : 51 - 57.

References

- Dowler, W.M., P.D. Show, and D.Gottlieb. (1963). Terminal oxidation in cell - free extracts of fungi .J. Bacteriol. 86 : 9 - 17.
- Downie, D.G. (1957). *Corticium solani* - an orchid endophyte. Nature 179 : 160.
- Drake, T.E., and H.I. Maibach. (1974). *Cutaneous candidiasis*. In : Robinsin, H.M., Ed., The diagnosis and treatment of fungal infections. Charles C Thomas, Springfield, III. pp. 5 - 28.
- Drechsler, C. (1937). Some Hyphomycetes that prey on free - living terricolous nematodes. Mycologia 29 : 447 - 552.
- Duddington, C.L. (1955). Fungi that attack microscopic animals. Botan.Rev. 21 : 377 - 439.
- Duddington, C.L. (1956). The friendly fungi - a new approach to the eelworm problem. Faber & Faber, Ltd., London. 188 pp.
- Duddington, C.L. (1961). Micro - organisms as allies - the industrial use of fungi and bacteria. Macmillan, Inc., New York. 256 pp.
- Duddington, C.L. C.H.E. Wyborn. (1972). Recent research on the nematophagous Hyphomycetes. Botan.Rev. 38 : 545 - 565.
- Dunn, C.G. (1958). The industrial utilization of yeasts. Econ.Botany 12 : 145 - 163.
- Dustan, A.G. (1972). The artificial culture and dissemination of *Entomophthora sphaerosperma* Fres. a fungus parasite for the control of the European apple sucker (*Psyllia mali* Schmid B). J. Econ. Entomol. 20 : 68 - 75.
- Edgeerton, C.W. (1910). The bean anthrocnose. Louisiana State University Agr. Expt. Sta.No. 119. 1 - 55.
- Eide, C.J. (1955). Fungus infection of plants. Ann. Rev. Microbiol. 9 : 297 - 318.
- El - Ain, A.S. (1945). The genetic of sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. Am.J.Botany 41 : 110 - 113.

References

- Elliott, C.G. (1977). Sterols in fungi : their function in growth and reproduction. *Adv. Microbial Physiol.* 15 : 121 - 173.
- Ellis, M. (1931). Some experimental studies on *Pleospora herbarum* (Pers.) Rabenh. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 16 : 102 - 114.
- Emerson, R., and A.A.Held. (1969). *Aqualinderella fermentens* gen. et sp. n., a phycomycete adapted to stagnant waters. II. Isolation, cultural characteristics, and gas reactions. *Am. J. Botany* 56 : 1103 - 1120.
- Emmons, C.W. (1940). Medical mycology. *Botan. Rev.* 6 : 474 - 514.
- Emmons, C.W. (1942). Coccidiomycosis. *Mycology* 34 : 452 - 463.
- Emmons, C.W. (1943). Coccidiomycosis. in wild rodents - a method of determining the extent of endemic areas. *Public Health Rept.* 58 : 1 - 5.
- Emmons, C.W. (1947). Biology of Coccidioides. In : Nickerson, W.J., Ed., *Biology of pathogenic fungi*. *Ann. Cryptogam Phytopath.* 6 : 71 - 82.
- Emmons, C.W. (1951). The isolation from soil of fungi which cause disease in man. *Trans. N.Y. Acad. Sci. Ser. II*, 14 : 51 - 54.
- Emmons, C.W. (1955). Mycoses of animals. *Advan. Vet. Sci.* 2 : 47 - 63.
- Emmons, C.W., C.H.Binford, J.P.Utz, and K.J.Kwon - Chung. (1977). *Medical mycology*, Third ed. Lea and Febiger, Philadelphia. 592. pp.
- Entner, N., and M.Doudoroff. (1952). Glucose and gluconic acid oxidation of *Pseudomonas saccharophila*. *J. Biol. Chem.* 196 : 853 - 862.
- Esser, K. (1966). Incompatibility. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 2 : 661 - 676.
- Faro, S. (1972). The role of a cytoplasmic glucan during morphogenesis of sex organs in *Achlya*. *Am. J. Botany* 59 : 919 - 923.

References

- Farrar, J.F. (1976). The lichen as an ecosystem : observation and experiment. In : Brown , D.H., D.L. Hawksworth, and R.H. Bailey, Eds., Lichenology : progress and problems. Academic Press, New York pp. 385 - 406.
- Federici, B.A., and D.W.Roberts. (1975). Experimental laboratory infection of mosquito larvae with fungi of the genus *Coelomyces*. I. Experiments with *Coelomyces psorophorae* var. in *Aedes taeniorhynchus* and *Coslomomyces psoropharae* var. in *Culiseta inornate*. J. Invertebrate Pathol. 26 : 21 - 27.
- Ferron, P. (1978). Biological control of insect pests by entomogenous fungi. Ann.Rev.Entomol. 23 : 409 - 442.
- Feuel, A.J. (1969). Types of mycotoxins in foods and feeds. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 187 - 222.
- Fincham, J.R.S., and J.B.Booylen. (1957). *Neurospora crassa* mutants lacking arginosuccinase. J. Gen. Microbiol . 16 : 438 - 448.
- Finn, R.K. (1954). Agitation - aeration in the laboratory and in industry. Bacteriol. Rev. 18 : 254 - 274.
- Fischer, G.W. (1965). The romance of the smut fungi. Mycologia 57 : 331 - 342.
- Fisher, W.S., E.H.Nilson, and R.A.Sheleser. (1965). Effect of the fungus *Huliphthoros milfordensis* on the juvenile stages of the American lobster *Homarus*, J. Invertebrate Pathol. 26 : 41 - 45.
- Fitzpatrick, H.M. (1915). A parasitic species of *Claudopus*. Mycologia 7 : 34 - 37.
- Flaig, W., H.Beutelspacher, and E.Rietz. (1975). Chemical composition and physical properties of humic substances. In : Giesecking, J.E., Ed., Soil components - organic components. Springer - Verlag, New York. 1 : 1 - 211.
- Fleming, A. (1929). On the antibacterial action of cultures of a *Penicillium*, With special refernce to their use in the isolation of B.influenzae. Brit.J.Exptl.Pathol. 10 : 226 - 236.

References

- Flor, H.H. (1971). Current status of the gene - for - gene concept. *Ann.Rev.Phytopathol.* 9 : 275 - 296.
- Foister, C.E. (1946). The relation of weather to fungus diseases of plant. II. *Botan.Rev.* 12 : 548 - 591.
- Forgacs, J., and W.T.Carll. (1962). Mycotoxicoses. *Advan. Veterinary Sci.* 7 : 274 - 382.
- Forsyth, F.R. (1955). The nature of the inhibiting substance emitted by germinating urediospores of *Puccinia graminis* Var. *Tritici*. *Can.J.Botany* 33 : 363 - 373.
- Foster, J.W. (1949). Chemical activities of fungi. Academic Press, New York. 648 pp.
- Francke - Grosmann, H. (1963). Some new aspects in forest entomology. *Ann.Rev.Entomol.* 8 : 415 - 438.
- Francke - Grosmann, H. (1967). Ectosymbiosis in wood - inhabiting insects. In : Henry, S.M., Ed., *Symbiosis*. Academic Press, New York. 2 : 141 - 205.
- Fries, L. (1956). Studies in the physiology of *Coprinus*. II. Influence of pH, metal factors, and temperature. *Svensk Botan. Tidsskr.* 50 : 47 - 96.
- Fries, L. (1973). Effects of volatile organic compounds on the growth and development of fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60 : 1 - 21.
- Fries, N. (1948). Heterothallism in some Gasteromycetes and Hymenomycetes. *Svensk Botan. Tidsskr.* 42 : 158 - 168.
- Fries, N. (1966). Chemical factors in the germination of spores of Basidiomycetes. In : Madelin, M.F., Eds., *The fungus spore*. Butterworth & Co., Ltd., London. pp. 189 - 200.
- Fries, N. (1973). Effects of volatile organic compounds on the growth and development of fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 60 : 1 - 21.
- Gabriel, B.P. (1959). Fungus infection of insects via the alimentary canal. *J.Insect Pathol.* 1 : 319 - 330.

References

- Gallegmore, H.B. (1949). The development of fructifications of *Lentinus tuber-regium* Fries in culture. Trans. Brit. Mycol. Soc. 32 : 315 - 317.
- Garnjobst, L. (1955). Further analysis of heterokaryosis in *Neurospora crassa*. Am.J.Botany 42 : 444 - 448.
- Garrett, R.H., and A. Nason . (1969). Further purification and properties of *Neurospora* nitrate reductase. J.Biol. Chem. 244 : 2870 - 2882.
- Garrett, R.H., and N.K. Amy. (1978). Nitrate assimilation in fungi. Adv. Microbial physiol. 18 : 1 - 65.
- Garrett, S.D. (1950). Ecology of the root - inhabiting fungi. Biol.Rev. 25 : 220 - 254.
- Garrett, S.D. (1951). Ecological group of soil fungi : a survey of substrate relationship. New Phytologist 50 : 159 - 166.
- Garrett, S.D. (1955). Microbial ecology of the soil. Trans. Brit.Mycol.Soc. 38 : 1 - 9.
- Garrett, S.D. (1963). Soil fungi fertility. The Macmillan Co., New York. 165 pp.
- Gascoigne, J.A., and M.M.Gascoigne. (1960). Biological degradation of cellulose. Butterworth & Co., Ltd., London. 264.
- Gerdemann, J.W. (1968). Vesicular - arbuscular mycorrhizae and plant growth. Ann.Rev.Phytopathol. 6 : 397 - 418.
- Gessner, R.V. (1976). In vitro growth and nutrition of *Buergenerula spartinae*, a fungus associated with *Spartina alterniflora*. Mycologia 68 : 583 - 599 .
- Gilbert, O.L. (1973). Lichens and air pollution. In : Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 443 - 472.
- Goldblatt, L.A. (1969). Introduction. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 1 - 11.

References

- Goldstein, A., and E.C.Cantino. (1962). Light- stimulated polysaccharide and protein synthesis by synchronized, single generations of *Blastocladiella emersonii*. J.Gen.Microbiol. 1962 : 689 - 699.
- Golumbic, C. (1965). Fungal spoilage in stored food crops. In : Wogan, G.N., Ed., Mycotoxins in foodstuffs. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass. pp. 49 - 67.
- Gooday, G.W. (1973). Differentiation in the Mucorales. Symp. Soc. Gen. Microbiol. 1962 : 689 - 294.
- Gooday, G.W. (1978). The enzymology of hyphal growth. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., london. 3 : 51 - 77.
- Goodwin, T.W. (1976). Carotenoids. In : Smith, J.E., and D.R. Berry, Eds., The filamentous fung. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 423 - 444.
- Gottlieb, D. (1966). Biosynthetic processes in germinating spores. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. p. 217 - 234.
- Gottlieb, D. (1976). Carbolism and spore germination. In : D.J.Weber, and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 141 - 163.
- Gottlieb, D., and P.G.Caltrider. (1963). Synthesis of enzymes during the germination of fungs spores. Nature 197 : 916 - 917.
- Graham, K. (1967). Fungal - insect mutualism in trees. Ann.Rev.Entomol. 12 : 105 - 126.
- Grant, C.L., and D. Pramer. (1962). Minor element composition of years extrac . J.Bacteriol. 54 : 869 - 870 .
- Gray, W.D. (1959). The relation of fungi to human affairs. Holt, Rinehart, & Winston, New York. 510 pp.
- Gray, W.D. (1959). The relation of fungi to human. Holt, Rinehart & Winston, New York. 510 pp.

References

- Gray, T.R.G. (1976). Survival of vegetative microbes in soil. Symp. Soc. Gen. Microbiol. 26 : 327 - 364.
- Greathouse, G.A., B.Fleer, and C.J.Wessel. (1954). Chemical and physical agents of deterioration. In : Greathouse, G.A., and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techniques. Reinhold Publishing Co., Stamford, Conn. pp. 71 174.
- Gregory, P.H. (1949). The operation of the puff - ball mechanism of *Lycoperdon perlatum* by raindrops shown by ultra - high - speed schlieren cinematography. Trans. Brit. Mycol. Soc. 32 : 11 - 15.
- Gregory, P.H. (1952). Spore content of the atmosphere near the ground. Nature 170 : 475 - 477.
- Gregory, P.H. (1966). Dispersal. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press. New York. 2 : 709 - 732.
- Gregory, P.H. (1973). The microbiology of the atmosphere. Second ed. Leonard Hill, Aylesbury. 377 pp.
- Gregory, P.H., and O.J.Stedman. (1958). Spore dispersal in *Ophibobolus graminis* and other fungi of cereal foot rots. Trans. Brit. Mycol. Soc. 41 : 449 - 456.
- Gregory, P.H., E.J.Guthrie, and M.E.Bruce. (1959). Experiments on splash dispersal of fungus spores. J.Gen.Microbiol. 29 : 328 - 354.
- Griffin, D.M. (1963). Soil physical factors and the ecology of fungi III. Activity of fungi in relatively dry soil. Trans. Brit. Mycol. Soc. 46 : 373 - 377.
- Griffin, D.M. (1969). Soil water in the ecology of fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 7 : 289 - 310.
- Griffin, D.M. (1972). Ecology of soil fungi. Syracuse University Press, Syracuse. 193 pp.
- Griffith, N.T., and H.L. Barnett. (1967). Mycoparasitism by Basidiomycetes in culture. Mycologia 59 : 149 - 154.

//////////////////////References//////////////////////

- Groves, J.W. (1964). Poisoning by morels when taken with alcohol. *Mycologia* 56 : 779 - 780.
- Hatch, R.T., and S.M.Finger. (1979). Mushroom fermentation. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 179 - 199.
- Haarad, R.T., and C.L.Kramer. (1970). Periodicity of spore discharge in the Hymenomycetes. *Mycologia* 62 : 1145 - 1169.
- Hacskeylo, E. (1971). Metablite exchange in ectomycorrhizae. In : Hacskeylo, E., ED., *Mycorrhizae*. U.S. Department of Agriculture Forest Service Misc. Publ.No. 1189, pp. 175 - 182.
- Hacskeylo, E. (1972). Mycorrhiza : the ultimate in reciprocal parasitism ? *Bioscience* 22 : 577 - 583.
- Hacskeylo, E. (1973). Carbohydrate physiology of ectomycorrhizae. In : Marks, G.C., and T.T. Kozlowski, Eds., *Ectomycorrhizae - their ecology and physiology*. Academic Press, New York. pp. 207 - 230.
- Hafiz, A. (1951). Cultural studies on *Ascochyta rabiei* with special reference to zonation. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 34 : 259 - 269.
- Hagen, K.S. and van den Bosch, R. (1968). Impact of pathogenes and predators on aphids. *Ann. Rev. Entomol.* 13 : 325 - 384.
- Hale, M.E. (1959). Studies on lichen growth rate and succession. *BullTorrey Botan.Club* 86 : 126 - 129.
- Hale, M.E. (1973). Growth. In : Ahmadjian, V., and M.E. Hale, Eds., *The lichens*. Academic Press, New York. pp. 473 - 492.
- Halisky, P.M. (1965). Physiologic specialization and genetics of the smut fungi III. *Botan. Rev.* 31 : 114 - 150.
- Halver, J.E. (1969). Aflatoxicosis and trout hepatoma. In: Goldblatt, L.A., Ed., *Aflatoxin - scientific background, control, and implications*. Academic Press, New York. pp. 265 - 306.
- Hansen, H.N., and W.C.Snyder. (1943). The dual phenomenon and sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. *Am.J.Botany* 30 : 419 - 422.

References

- Harley, J.L. (1960). The physiology of soil fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 265 - 276.
- Harley, J.L. (1968). Mycorrhiza. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 139 - 178.
- Harley, J.L. (1969). Biology of the mcorrhizae, Second ed. Leonard Hill, London. 334 pp.
- Harley, J.L., and C.C.McCready. (1950). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of beech. New Phytologist 49 : 388 - 397.
- Harley, J.L., and C.C.McCready., and J.K.Brierley. (1953). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of beech IV. The effect of oxygen concentration upon host and fungus. New Phytologist 52 : 124 - 132.
- Harley, J.L., and J.M.Wilson. (1959). The absorption of potassium by beech mycorrhiza. New Phytologist 58: 281 - 298.
- Harley, J.L., and J.S.Waid. (1955). The effect of light upon the roots of beech and its surface population. Plant Soil 7 : 96 - 112.
- Harnish, W.N. (1965). Effect of light on production of oospores and sporangia in species of *Phytophthora*. Mycologia 57 : 85 - 90.
- Harris, G.P., and K.A.Kershaw. (1971). Thallus growth and the distribution of stored metabolites in the phycobionts of the lichens *Parmelia sulcata*. and *P. physodes*. Can.J.Botany 49 : 1367 - 1372.
- Harris, J.L., and W.A.Taber. (1970). Influence of certain nutrients and lighth on growth and morphogenesis of the synnema of *Ceratocystis ulmi*. Mycologia 62 : 152 - 170
- Hartzell, A. (1967). Insect ectosymbiosis. In : Henry, S.M., Ed., Symbiosis. Academic Press, New York. 2 : 107 - 140.
- Hasija, S.K., and C.E.Miller. (1971). Nutrition of *Chytriumyces* and its influence on morphology. Am. J. Botany 58 : 939 - 944.

References

- Hasiya, S.K., and H.C. Agarwal. (1978). Nutritional physiology of *Trichothecium roseum*. Mycologia 70 : 47 - 60.
- Hatch, A.B. (1937). The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. Black Rock Forest Bull. no. 6. 168 pp.
- Hawker, L.E. (1939). The influence of various sources of the formation of perithecia by *Melanospora destruens* Shera in the presence of accessory growth factors. Ann. Botany London II. 3 : 455 - 468.
- Hawker, L.E. (1957). The physiology of reproduction in fungi. Cambridge University Press, New York. 128 pp.
- Hawker, L.E. (1966). Environmental influences on reproduction. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 435 - 469.
- Hawker, L.E. (1966). Germination : morphological and anatomical changes. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. pp. 151 - 163.
- Hawker, L.E. (1954). British hypogeous fungi. Phil. Trans. (Roy. Soc. London) B237 : 429 - 546.
- Hawker, L.E. (1950). Physiology of fungi. University of London Press, London 360 pp.
- Heald, F.D., and R.A.Studhalter. (1914). Birds as carriers of the chestnut - blight fungus. J.Agr.Res. 2 : 405 - 422.
- Heck, F.L. (1929). A study of the nitrogenous compounds in fungous tissue and thier decomposition in the soil. Soil Sci . 27 : 1 - 45.
- Henderson, M.E.K. (1960). Studies on the physiology of lignin decomposition by soil fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an intrnational symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp 286 - 296.
- Hendrix, J.W. (1970). Sterols in growth and reproduction of fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 8 : 111 - 130.

References

- Hendy, N.I. (1964). Some observation on *Cladosporium resinae* as fuel contaminant and its possible role in the corrosion of aluminum alloy fuel tanks. Trans. Brit. Mycol. Soc. 47 : 467 - 475.
- Henriksson, E. (1951). Nitrogen fixation by a bacteria - free, Symbiotic *Nostoc* strain isolated from *Collema*. Physiol. Plant. 4 : 542 - 545.
- Henriksson, E. (1957). Studies in the physiology of the lichen *Collema* I. The production of extracellular nitrogenous substances by the algal partner under various conditions. Physiol. Plant. 10 : 943 - 948.
- Henriksson, E. (1961). Studies. in the physiology of the lichen *Collema* Iv. The occurrence of polysaccharides and some vitamins outside the cells of the phycobiont, *Nostoc* sp. Physiol. Plant. 14 : 813 - 817.
- Hesseltine, C.W. (1965). A millennium of fungi, food, and fermentation. Mycologia 57 : 149 - 197.
- Hill, D.J. (1976). The physiology of lichen symbiosis. In : Brown, D.H., D.L.Hawksworth, and R.H.Bailey, Eds., Lichenology : Progress and Problems. Academic Press, New York. pp 457 - 496.
- Hill, E.P., (1956). Uptake and translocation 2. Translocation. In : Ainsworth, G.C., and A.S., Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York . 1 : 457 - 463.
- Hirst, J.M. (1952). An automatic volumetric spore trap. Ann.Appl.Biol. 39 : 257 - 265.
- Hirst, J.M., and G.W.Hurst. (1967). Long - distance spore transport. Symp.Soc.Gen.Microbiol. 17 : 307 - 344.
- Hiscocks, E.S. (1965). The importance of molds in the deterioration of tropical foods and feedstuffs. In : Wogan, G.N., Ed., Mycotoxins in foodstuffs. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass. pp. 15 - 26.
- Hoch, H.C. (1977 a). Mycoparasitic relationships : *Gonatobotrys simplex* parasitic on *Alternaria tenuis*. Phytopathology 67 : 309 - 314.

//////References//////

- Hoch, H.C. (1977 b). Mycoparasitic relationships. III. Parasitism of *Physalospora obtusa* by *Calcarisporium parasiticum*. Can.J.Botany 55 : 198 - 207.
- Hoch, H.C. (1978). Mycoparasitic relationships. IV. *Stephanoma phaeospora* parasitic on a species of *Fusarium*. Mycologia 70 : 370 - 379.
- Hockenhull, D.J.D. (1963). Antibiotics. In : Rainbow, C., and A.H.Rose, Eds., Biochemistry of industrial micro - organisms. Academic Press, New York. pp. 227 - 229.
- Hoffer, A., and H.Osmond. (1967). The hallucinogens. Academic Press, New York. 626 pp.
- Hoffman, W.E. (1947). Insects as human food. Proc.entomol.Soc.Wash. 49 : 233 - 237.
- Hollis, J.P., (1948). Oxygen and earborn dioxide relations of *Fusarium oxysporum* Schlecht. and *Fusarium eumartii* Carp. Phytopathology 38 : 761 - 775.
- Holzer, H., and K. Beaucamp. (1961). Nachweis und Charakterisierung von a - Lactyl - thiaminpyrophosphat ('Aktives Pyruvat') und a - hydroxyäthyl - thiaminpyrophosphat ("Aktiver Acetaldehyde") als Zwischenprodukte der Decarboxylierung von Pyruvat mit Pyruvatdecarboxylase aus Bierhefe. Biochim. Biophys. Acta 46 : 225 - 243.
- Horne, A.S., and J.H.Mitter. (1972). Studies in the genus *Fusarium*. V. Factors determining septation and other features in the section *Discolor*. Ann. Botany London 41 : 519 - 547.
- Horowitz, N.H. (1947). Methionine synthesis in *Neurospora*. The isolation of cystathionine. J.Biol. Chem. 171 : 255 - 264.
- Huber, D.M. (1978). Disturbed mineral nutrition. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 163 - 181.
- Huberman, M.A (1940). Normal growth development of southern pine seedling in the nursery. Ecology 21 : 323 - 334.

References

- Hudson, H.J. (1968). The ecology of fungi on plant remains above the soil. *New Phytologist* Co., 67 : 837 - 874.
- Hunt, G.M. (1954). Wood and wood products. In : Greathouse, G.A. and C.J.Wessel, Eds., Stamford, Conn. pp. 308 - 354.
- Hunt, G.M., and G.A.Garratt. (1953). Wood preservation. McGraw - Hill Book Company, New York. 417 pp.
- Hunter, K., and A.H.Rose. (1971). Yeast lipids and membranes . In : Rose, A.H., and J.S.Harrison, Eds., The yeasts . Academic Press, New York. 2 : 211 - 270 .
- Hurst, H.M., and N.A.Burges. (1967). Lignin and humic acids. In : McLaren, A.D., and G.H.Peterson, Eds., Soil biochemistry, Marcel Dekker, Inc., New York. pp. 260 - 286.
- Hurst, H.M., and N.A.Burges., and P.Latter. (1962). Some aspects of biochemistry of humic acid decomposition by fungi. *Phytochemistry* 1 : 227 - 231.
- Ingham, J.L. (1972). Phytoalexins and other natural products as factors in plant disease resistance. *Botan.Rev.* 38 : 343 - 424.
- Ingle, M.R., and A.C.Hastie. (1974). Environmental factors affecting the formation of diploids in *Verticillium albo - atrum*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 62 : 313 - 321.
- Ingold, C.T. (1932). The sporangiophore of *Pilobolus*. *New Phytologist* 31 : 58 - 63.
- Ingold, C.T. (1933). Spore discharge in the Ascomycetes. I. Pyrenomycetes. *New Phytologist* 32 : 175 - 196.
- Ingold, C.T. (1934). The spore discharge mechanism in *Basidiobolus ranarum*. *New Phytologist* 33 : 274 - 277.
- Ingold, C.T. (1953). Dispersal in fungi. Clarendon Press, Oxford. 208 pp.
- Ingold, C.T. (1956). The spore deposit of *Daldinia*. *Trans.Brit.Mycol.Soc.* 39 : 378 - 380.

References

- Ingold, C.T. (1958). On light - stimulated spore discharge in *Sordaria*. *Ann.Botany London* II, 22 : 129 - 135.
- Ingold, C.T. (1959). Submerged aquatic Hyphomycetes. *Quekett Microscop. Club*, IV, 5 : 115 - 130.
- Ingold, C.T. (1960). Dispersal by air - the take - off. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds., *Plant pathology - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 3 : 137 - 168.
- Ingold, C.T. (1966). Spore release. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 2 : 679 - 707.
- Ingold, C.T. (1969). Effect of blue and yellow light during the later developmental stages of *Sphaerobolus*. *Am.J.Botany*. 56 : 759 - 766.
- Ingold, C.T. (1971). *Fungal spores - their liberation and dispersal*. Clarendon Press, Oxford. 302pp.
- Ingold, C.T. (1975). Convergent evolution in aquatic fungi : the tetraradiate spore. *Biol.J.Linnaean Soc.* 7 : 1 - 25.
- Ingold, C.T., and B.A.Oso. (1968). Increased distance of discharge due to puffing in *Ascobolus*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 51 : 592 - 594.
- Ingold, C.T., and B.A.Oso. (1969). Light and discharge in *Ascobolus*. *Ann.Botany* 33 : 463 - 471.
- Ingold, C.T., and V.Dann. (1968). Spore discharge in fungi under very high surrounding air - pressure and the bubble - theory of ballistospore release. *Mycologia* 60 : 285 - 289.
- Ingold, C.T., and V.J.Dring. (1957). An analysis of spore discharge in *Sordaria*. *Ann.Botany London* II, 21 : 465 - 477.
- Ingold, C.T., B.Marshall. (1963). Further observations on light and spore discharge in certain Phrenimycetes. *Ann.Botany London* II. 27 : 481 - 491.
- Ingold, C.T., V.J.Cox. (1955). Periodicity of spore discharge in *Daldinia*. *Ann.Botany London* II. 19 : 201 - 209.

References

- Ingold, C.T., and M.Nawaz. (1967). Sporophore development in *Sphaerobolus* : effect of blue and red light. Ann.Botany 31 : 791 - 802.
- Iqbal, S.H., and J.Webster. (1973). The trapping of aquatic hyphomycete spore by air bubbles. Trans.Brit.Mycol.Soc. 60 : 37 - 48.
- Jackson, R.M. (1965). Antibiosis and fungistasis of soil microorganisms. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 363 - 373.
- Jahns, H.M. (1973). Anatomy, morphology, and development. In : Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 3 - 58.
- Jennings, D.H. (1974). Sugar transport into fungi 38 : 761 - 775 .
- Joffe, A.Z. (1971). Alimentary toxic aleukia. In : S.Kadis, A.Ciegler, and S.J.Ajl, Eds., Microbial toxins. Academic Press, New York. 7 : 139 - 189.
- Johnson, G.T., and F.McHan. (1975). Some effects of zinc on the utilization of carbon sources by *Monascus purpureus*. Mycologia 67 : 806 - 816 .
- Johnson, M.J. (1954). The citric acid fermentation. In : Underkofler, L.A., and R.G.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 1 : 420 - 445.
- Johri, B.N., H.J.Brodie. (1972). Nutritional study of *Cyathus helenae* and related species. Mycologia 64 : 298 - 303 .
- Jones, E .B., and P.J.Byrne. (1976). Physiology of the higher marine fungi. In : Jones, E.B.G., Ed., Recent advances in aquatic mycology. John Wiley & Sons, Inc. New York . pp . 135 - 175.
- Jones, E .B., and J.L.Harrison. (1976). Physiology of marine Phycomycetes. In : Jones, E.B.G., Ed., Recent advances in aquatic mycology. John Wiley & Sons, Inc. New York. pp. 261 - 278.

////////////////////// References //////////////////////////////////////

- Joslyn, M.A., and M.W.Turbovsky. (1954). Commercial production of table and dessert wines. In : Underkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 1 : 196 - 251.
- Jurzitza, G. (1979). The fungi symbiotic with anobiid beetles. In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Comany, Montclair, N.J., PP. 65 - 76.
- Karling, J.S. (1942). Parasitism among the chytrids. Am.J.Botany 29 : 24 - 35.
- Karling, J.S. (1948). Chytridiosis of scale insects. Am.J.Boatny 35 : 264 - 254.
- Karling, J.S. (1960). Parasitism among the chytrids. II. *Chytrium verrucosus* sp. nov. and *Phylctochytrium synchytrii*. Bull. Torry Botan.Club 87 : 326 - 336.
- Keitt, G.W., D.M.Boone, and J.R.Shay. (1959). Genetic and nutritional controls of thost - parasite interaction in apple scab. In : Holton, C.S., Plant pathology - problems and progress (1908 - 1958). University of Wisconsin Press, Madison, Wis. pp. 157 - 167.
- Kendrick, W.B. (1959). The time factors in the decomposition of coniferous leaf litter. Can.J.otany 37 : 907 - 912.
- Kensler, C.J., and D.J.Natoli. (1969). Processing to ensure wholesome products. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 334 - 359.
- Kevan, S.K.McE. (1965). The soil fungi - its nature and biology. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 33 - 51.
- Kinsky, S.C. (1961). Induction and repression of nitrate reductase in *Neurospora crassa*. J. Bacteriol 82 : 898 - 904.
- Kirkham, D.S. (1959). Host factors in the physiology of disease. In : Holton, C.S., Ed., Plant pathology - problems and progress

References

- (1908 - 1958). University of Wisconsin Press, Madison, Wis. pp. 110 - 118.
- Klebs, G. (1899). Zur physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Jahrb Wiss. Botanik 33 : 513 - 593.
- Kligman, A.M., and E.D.Delamater. (1950). The immunology of the human mycoses. Ann.Rev.Microbiol. 4 : 283 - 312.
- Koch, A. (1967). Insect and their endosymbionts. In : Henry, S.M., Ed., Symbiosis. Academic Press, New York. 2 :P 1 - 106.
- Kochert, G. (1978). Sexual pheromones in algae and fungi. Ann. Rev. Plant Physiol. 29 : 461 - 486.
- Kok, L.T. (1979). Lipids of ambrosia fungi and the life of mutualistic beetles. In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 33 - 52.
- Kononova, M.M. (1966). Soil organic matter - its nature, its role in soil formation and in soil fertility, Second Engl. ed., Translated by Nowakowski, T.Z., and A.C.D.Newman. Pergamon Press, New York. 544 pp.
- Kornberg, H.L., and H.A.Kaebbs. (1957). Synthesis of cell constituents from C2 - units by a modified tricarboxylic acid. Nature 179 : 988 - 991.
- Kornberg, H.L., and N.B.Madsen. (1957). Synthesis of C4 - dicarboxylic acid from acetate by a "glyoxylate bypass" of the tricarboxylic acid. Biochim. Biophys. Acta 24 : 651 - 635.
- Kosuge, T. (1978). The capture and use of energy diseased plants. In : J.G.Horsfall and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 | : 85 - 116.
- Kraybill, H.F., and R.E.Shapiro. (1969). Implications of fungal toxicity to human health. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 401 - 441.
- Krit, T.K. (1971). Effects of microorganisms on lignin. Ann.Rev.Phytopathol. 9 : 185 - 210.

////////////////////// References //////////////////////////////////

- Kunkel, L.O. (1918). A method of obtaining abundant sporulation in cultures of *Macrosporium solani* E. & M. Brooklyn Botan. Garden Mem. 1 : 306 - 312.
- Lambert, E.B. (1932). Mushroom growing in the United States. U.S.Department of Agriculture Cric. 251, pp. 1 - 34.
- Lambert, E.B. (1933). Effect of excess carbon dioxide on growing mushrooms. J.Agr.Res. 47 : 599 - 608.
- Lambert, E.B. (1938). Principles and problems of mushroom culture. Botan.Rev. 4 : 397 - 426.
- Large, E.C. (1940). The advanced of fungi. Dover Publications, Inc., New York. 488 pp.
- Leach, C.M. (1963). The qualitative relationship of monochromatic radiation to sexual and asexual reproduction of *Pleospora herbarum*. Mycologia 55 : 151 - 163.
- Leach, C.M. (1964). The relationship of visible and ultraviolet light to sporulation of *Alternaria chrysanthemi*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 47 : 153 - 159.
- Leach, C.M. (1965). Ultraviolet - absorbing substances associated with light - induced sporulation in fungi. Can. J.Botany 43 : 185 - 200.
- Leach, C.M. (1968). An action spectrum for light inhibition of the "terminal phase" of photosporogenesis in the fungus *Stemphylium botryosum*. Mycologia 60 : 532 - 546.
- Leach, C.M. (1976). An electrostatic theory explain violent liberation by *Drechslera turcica* and other fungi. Mycologia 68 : 63 - 86.
- Leal, J.A., V.G.Lilly, and M.E.Gallegly. (1970). Some effects of ammonia on species of *Phytophthora*. Mycologia 62 : 1041 - 1056.
- Lefebvre, C.L. (1934). Penetration and development of the fungus *Beauveria bassiana*, in the tissues of the corn borer, Ann.Botany, London 48 : 441 - 452.

References

- Leonard, T.J., and S.Dick. (1973). Induction of haploid fruiting by mechanical injury in *Schizophyllum commune*. *Mycologia* 65 : 809 - 822.
- Leonial, L.H., and V.G.Lilly. (1945). The comparative value test organisms in the microbiological assay of B vitamins. *West Virginia Agr. Expt. Sta. Bull.* 319. 35 pp.
- Lewis, H.L., and G.T.Tohnson. (1967). Growth and oxygen - uptake responses of *Cunninghamella echinulata* on even - chain fatty - acids. *Mycologia* 59 : 878 - 887.
- Lightner, D.V., and C.T.Fontaine. (1973). A new fungus disease of the white shrimp *Penaeus setiferus*. *J.Invertebrate Pathol.* 22 : 94 - 99.
- Lilly, V.G. (1965). The chemical environment for fungal growth I. Media, macro - and micronutrients. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise* . Academic Press, New York. 1 : 465 - 478.
- Lilly, V.G. and H.L.Barnett. (1947). The influence of pH and certain growth factors on mycelial growth and perithecial formation by *Sordaria fimicola*. *Am.J.Botany* 34 : 131 - 138.
- Lilly, V.G., and H.L.Barnett. (1951). *Physiology of the fungi*. McGraw - Hill Book Company, New York. 464 pp.
- Lilly, V.G., and H.L.Barnett. (1951). *Physiology of the fungi*. McGraw - Hill Book Company, New York . 464 pp.
- Lincoff, G., and D.H.Mitchell. (1977). *Toxic and hallucinogenic mushroom poisoning*. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 267 pp.
- Lindegren, C.C., and E.Hamilton. (1944). Autolysis and sporulation in the yeast colony. *Botan. Gaz.* 105 : 316 - 321.
- Lindenmayer, A. (1956). Carbohydrate metabolism 3. Terminal oxidation and electron transport. In : Ainsworth, G.C., and A. S.Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New Yourk. 1 : 301 - 348.

////////////////////// References //////////////////////////////////////

Lockwood, J.L. (1964). Soil fungistasis. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2 : 341 - 362.

Lockwood, L.B. (1979). Production of organic acids by fermentation. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 241 - 280.

Lowy, B. (1971). New records of mushroom stones from Guatemala. *Mycology* 63 : 983 - 993.

Lowy, B. (1972). Mushroom symbolism in Maya codices. *Mycologia* 64 : 816 - 821.

Lu, B.C. (1965). The role of light in fructification of the Basidiomycete *Cyathus stercoreus*. *Am.J.Botany* 52 : 432 - 437.

Lu, B.C. (1973). Effect of calcium on fruiting of *Cyathus stercoreus*. *Mycologia* 65 : 329 - 334.

Lukens, R.J. (1963). Photo - inhibition of sporulation in *Alternaria solani*. *Am.J.Botany* 50 : 720 - 724.

Lyr, H. (1977). Mechanism of action of fungicides. In : Horsfall, J.G. and E.B.Cowling, Eds., *Plant disease - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 1 : 239 - 261.

MacGee, J., and Doudoroff. (1954). A new phosphorylated intermediate in glucose oxidation. *J.Biol.Chem.* 210 : 617 - 626.

Machlis, L. (1958). A study of sirenin, the chemotactic sexual hormone from the watermold *Allomyces*. *Physiol. Plant.* 11 : 845 - 854.

Machlis, L. (1966). Sex hormones in fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 2 : 415 - 433.

Machlis, L. (1972). The coming of age of sex hormones in plants. *Mycologia* 64 : 235 - 247.

Machlis, L., W.H.Nutting, and H.Rapoport. (1968). The structure of sirenin. *J.Am.Chem.Soc.* 90 : 1974 - 1976.

References

- Mackauer, M., and M.J. Way. (1976). *Myzus persicae* Sulz. an aphid of world importance. In : Delucchi, V.L., Ed., Studies in biological control. Cambridge University Press, Cambridge. Intern.Biol.Proger. 9 : 51 - 119.
- Macko, V., R.C. Staples, Z. Yaniv, and R.R.Granados. (1976). Self-inhibitors of fungal spore germination. In : D.J.Weber and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. Jhon Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 37 - 98.
- MacLeod, D.M. (1954). Investigations on the genera *Beauveria* Vuill. and *Tritirachium* Limber, Can. J. Botany 32 : 818 - 890.
- MacLeod, D.M. (1963). Entomophthorales infections. In : Steinhaus, E.A., Ed., Insect pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2: 189 - 231.
- Maddy, K.T. (1960). Coccidiomycosis. Advan.Vet.Sci. 6 : 251 - 286.
- Madelin, M.F. (1956 a). Studies on the nutrition of *Coprinus lagopus* Fr., especially as affecting fruiting. Ann. Botan. London. II. 20 : 307 - 330.
- Madelin, M.F. (1956 b). The influence of light and temperature on fruiting of *Coprinus lagopus* Fr. in pure culture. Ann. Botany London. II. 20 : 467 - 480.
- Madelin, MF. (1963). Diseases caused by hyphomycetous fungi. In : Steinhaus, E.A., Ed., Insect pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 233 - 271.
- Madelin, MF. (1966). Fungal parasites of insects. Ann. Rev. Entomol. 11 : 423 - 448.
- Madelin, MF. (1968 a). Fungal parasites of invertebrates 1. Entomogenous fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 227 - 238.
- Madelin, MF. (1968 b). Fungi parasite on other fungi and lichens. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds. The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 253 - 269.

References

- Maiello, J.M., and R.A.Cappellini. (1976). The influence of carbon and nitrogen on pycnidium development in *Phyllosticta anterhini*. Mycologia 68 : 1174 - 1180.
- Mains, E.B. (1948). Entomogenous fungi. Mycologia 40 : 402 - 416.
- Mains, E.B. (1957). Species of *Cordyceps* parasitic on Elaphomyces. Bull.Torrey Botan. Club 84 : 243 - 251.
- Mains, E.B. (1958). North American entomogenous species of *Cordyceps*. Mycologia 50 - 169 - 222.
- Maisch, W.F., M.Soboloy, and A.J.Petricola. (1979). Distilled beverages. In : Peppler, H.J., and D. Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 79 - 94.
- Malkinson, F.A., and R.W.Pearson, Eds. (1964). The year book of dermatology, (1974). Year Book Medical Publisheres, Inc. Chicago. 446 pp.
- Malther, D.E. (1978). Disrupted reproduction. In : Horsfall, J.G., and E.B. Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 257 - 278.
- Mandels, G.R. (1965). Kinetics of fungal growth. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Ed., The fungi - an advanced treatise. Acadmic Press, New York. 1 : 599 - 612.
- Manocha, M.S., and R.Golesorkhi. (1979). Host - parasite relations in a mycoparasite. V.Electron microscopy of *Piptocephalis virginiana* infection in compatible and incompatible hosts. Mycologia 71 : 565 - 576.
- Marks, G.C., and R.C.Foster. (1973). Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. In : Marks, G.C., and T.T. Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - thier ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 1 - 41.
- Marsh, P.B., E.E.Taylor, and L.M.Bassler. (1959). A guide to the literature on certain effects of light on fungi : reproduction, morphology, pigmentation, and phototropic phenomena. Plant Disease Reprtr. Suppl. 261 : 251 - 312.

References

- Martin, M.M., R.M.Carman, and J.G.MacConnell. (1969). Nutrients derived from the fungus cultured by the fungus - growing ant *Atta colombica tonsipes*. Ann. Entomol. Soc.Am. 62 : 11 - 13.
- Martin, M.M., R.M.Carman, and J.S.Martin. (1970). The biochemical basis for the symbiosis between the ant, *Atta colombica tonsipes*, and its food fungus. J.Insect Physiol. 16 : 109 - 119.
- Mathew, K.T.(1952).Growth - factor requirements of *Pellicularia koleroga* Cooke in pure culture. Nature 170 : 889 - 890.
- McCarthy, J.L. (1954). Alcoholic fermentation of sulfite waste liquor. In : Underkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 1 : 95 - 135.
- McCorkindale, N.J. (1976). The biosynthesis of terpenes and steroids. IN : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 396 - 422.
- McEwen, F.L. (1963). Cordycep infection. In : Steinhaus, E.A., Ed., Insect pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 273 - 290.
- McMorris, T.C., R.Seshadri, G.R.Weihe, G.P.Arsenault, and A.W.Barksdale. (1975). Structures of oogoniol - 1, -2, and -3, steroidal sex hormones of the water mold, *Achlya*. J.Am.Chem. Soc. 97 : 2544 - 2545.
- McMurrough, I., A.Flores - Carreon, and S.Bartnicki - Garcia. (1971). Pathway of chitin synthesis and cellular localization of chitin synthetase in *Mucor rouxii*. J.Biol. Chem. 246 : 3099 - 4007.
- McVickar, C.L. (1942). The light - controlled diurnal rhythm of asexual reproduction in *Pilbolus*. Am.J.Botany 29 : 372 - 380.
- Melin, E. (1953). Physiology of mycorrhizal relations in plants. Ann.Rev.Plant Physiol. 4 : 325 - 346.
- Melin, E. (1963). Some of forest tree roots on mycorrhizal basidiomycetes. In : Symbiotic Associations. Thireenth Symp. Soc.Gen.Microbiol. 13 : 125 - 145.

References

- Melin, E., and H.Nilsson. (1950). Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Physiol. Plant* 3 : 88 - 92.
- Melin, E., and H.Nilsson. (1957). Transport of C14 - labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. *Svensk. Botan.Tidskr.* 51 : 166 - 186.
- Melin, E., S.Krupa. (1971). Studies on ectomycorrhizae of pine II. Growth inhibition of mycorrhizal fungi by volatile organic constituents of *Pinus silvestris* (Scots Pine) roots. *Physiol. Plant.* 25 : 337 - 340.
- Meredith, D.S. (1961). Spore discharge in *Deightonella torulosa* (Syd.) Ellis. *Ann.Botany London.* II. 25 : 271 - 278.
- Meredith, D.S. (1962). Spore discharge in *Cordana musae* (Zimm.) Höhnelt and *Zygosporium oscheides* Mont. *Ann.Botany London* II. 26 : 233 - 241.
- Meredith, D.S. (1965). Violent spore release in *Helminthosporium turicum*. *Phytopathology* 55 : 1099 - 1102.
- Meyer, F.H. (1973). Distribution of ectomycorrhizae in native and man - made forests. In : Marks, G.C., and T.T.Kozłowski, Eds., *Ectomycorrhizae - their ecology and physiology.* Academic Press, New York. pp. 79 - 105.
- Meyer, F.H. (1974). Physiology of mycorrhiza. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25 : 567 - 586.
- Mikola, P. (1973). Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. In : Marks, G.C., and T.T.Kozłowski, Eds., *Ectomycorrhizae - their ecology and physiology.* Academic Press, New York. pp. 231 - 298.
- Middleton, R.B. (1964). Evidences of common - AB heterokaryosis in *Schizophyllum commune*. *Am. J. Botany* 51 : 379 - 387.
- Millbank, J.W. (1976). Aspects of nitrogen metabolism in lichens. In : Brown, D.H., D.L. Hawksworth, and R.H.Bailey, Eds., *Lichenology : progress and problems.* Academic Press, New York. pp. 385 - 406.

References

- Moore - Landecker, E. (1979 a). Effect of light regimes and intensities on morphogenesis of the Discomycete *Pyronema domesticum*. *Mycologia* 71 : 699 - 712.
- Moore - Landecker, E. (1979 b). Effect of cultural age and a single photoperiod on morphogenesis of the Discomycete *Pyronema domesticum*. *Can.J.Botany* 57 : 1541 - 1549.
- Moore - Landecker, E., and G. Stotzky. (1973). Morphological abnormalities of fungi induced by volatile microbial metabolites. *Mycologia*. *Mycologia* 65 : 519 - 530.
- Moskowitz, G.J. (1979). Inocula for blue - veined cheeses and blue cheese flavor. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 201 - 222.
- Mosse, B. (1963). Vesicular - arbuscular mycorrhiza : an extreme form of fungal adaptation. In : *Symbiotic associations*. Thirteenth Symp. Soc. Gen. Microbiol. 13 : 146 - 170.
- Mosse, B. (1973). Advances in the study of vesicular - arbuscular mycorrhiza. *Ann.Rev.Phytopathol.* 11 : 171 - 196.
- Mount, M.S. (1978). Tissue is disintegrated. In : Horsfall, J.G., and E.B. Cowling, Eds. *Plant disease - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 3 : 279 - 297.
- Müller, K.O. (1959). Hypersensitivity. In : Horsfall, J.G., and A.E.Diamond, Eds., *Plant pathology - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 1 : 469 - 519.
- Mullins, J.T., and A.W.Barksdale. (1965). Parasitism of the chytrid *Dictyomorpha dioica*. *Mycologia* 57 : 352 - 359.
- Nason, A. (1962). Symposium on metabolism of inorganic compounds II. Enzymatic pathways of nitrate, nitrite, and hydroxylamine metabolism. *Bacteriol. Rev.* 26 : 16 - 41.
- Nason, A., and H. Takahashi. (1958). Inorganic nitrogen metabolism. *Ann. Rev. Microbiol.* 12 : 203 - 246.
- Nawaz, M. (1967). Phototropism in *Sphaerobolus*. *Biologia* 13 : 5 - 14.

References

- Nelson, R.R., R.K. Webster, and D.R. Mackenzie. (1977). The occurrence of dual compatibility in *Cochliobolus spiciufer*. Mycologia 69 : 173 - 178.
- Newburgh, R.W., and V.H.Cheldelin. (1958). Glucose oxidation in mycelia and spores of the wheat smut fungus *Tilletia caries*. J.Bacteriol. 76 : 308 - 311.
- Nicholas, D.J.D. (1956). Utilization of inorganic compounds and amino acids by fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 349 - 376.
- Nicholas, D.J.D. (1965). Influence of the rhizosphere on the mineral nutrition of the plant. In : Baker, D.F., and W.C. Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 210 - 217.
- Nicholas, D.J.D. (1965). Utilization of inorganic compounds and amino acids by fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 349 - 376.
- Nicholas, D.J.D., and A.Nason. (1954). Mechanisms of action of nitrate reductase from *Neurospora*. J.Biol. Chem. 211: 183 - 197.
- Nickerson, W.J. (1953). Medical mycology. Ann. Rev. Microbiol. 7 : 245 - 272.
- Niederpruem, D.J. (1956). Carbohydrate metabolism 2. Tricarboxylic acid. IN : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 269 - 300.
- Nieuwenhuis, M., and H. van den Ende. (1975). Sex specificity of hormone synthesis in *Mucor mucedo*. Arch. Microbiol. 102 : 167 - 169.
- Nilson, E.H., W.S.Fisher, and R.A.Schleser. (1976). A new mycosis of larvae lobster (*Homarus americanus*). J.Invertebrate Pathol. 27 : 177 - 183.

References

- Nitimargi, N.M. (1935). Studies in genera *Cytosporina*, *Phomopsis*, and *Diaporthe*. VII. Chemical factors influencing sporing characteristics. *Ann.Botany London* 49 : 19 - 40.
- Nolan, R.A. (1976). Physiological studies on an isolate of *Saprolegnia ferax* from the larval gut of the blackfly *Simulium vittatum*. *Mycologia* 68 : 523 - 540 .
- Norris, D.M. (1979). The mutualistic fungi *Xyleborini* beetles. In : Batra, L.R., Ed., *Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism*. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 53 - 63.
- Nutting, W.H., H.Rapoport, and L.Machils. (1968). The structure of sirenin. *J.Am.Chem.Soc.* 90 : 6434 - 6438.
- Olive, L.S. (1958). On the evolution of heterothallism in fungi. *Am. Nat.* 92 : 233 - 251.
- Olive, L.S. (1964). Spore discharge mechanism in basidiomycetes. *Science* 146 - 543.
- Olson, N.F. (1979). Chesse. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial trchnology*, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 39 - 77.
- Orlob, G.B. (1971). History of plant pathology in the Middle Ages. *Ann.Rev.Phytopathol.* 9 : 1 - 20.
- Oso, B.A. (1975). Mushrooms and Yoruba people of Nigeria. *Mycologia* 67 : 311 - 319.
- Oso, B.A. (1976). *Phallus aurantiacus* from Nigeria 68 : 1076 - 1082.
- Oso, B.A. (1977 a). *Pleurotus tuber - regium* from Nigeria. *Mycologia* 69 : 271 - 279.
- Oso, B.A. (1977 b). Mushrooms in Yoruba and medicinal practices. *Econ.botany* 31 : 367 - 361.
- Paddock, W.C. (1967). Phytopathology in a hungry world. *Ann.Rev.Phytopathol.* 5 : 375 - 389.

References

- Page, R.M. (1965). The physical environment for growth 3 . Light. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Ed., The fungi - an advanced treaties. Academic Press, New York. 1 : 559 - 574 .
- Pandey, M.C., AND R.D.Wilcoxson. (1967). Effect of carbon and nitrogen nutrition on reproduction in *Leptosphaerulina briosiane*. Am.J.Botany 54 : 1170 - 1175.
- Papa, K.E. (1977). Genetics of aflatoxin production in *Aspergillus flavus* : linkage between a gene for a high B1: B2 ratio and the histidine locus on Linkage group VIII. Mycologia 69 : 1185 - 1190.
- Papa, K.E. (1978). The parasexual cycle in *Aspergillus parasiticus*. Mycologia 70 : 766 - 773.
- Papa, K.E., W.A.Campbell, and F.F.Hendrix, Jr. (1967). Sexuality in *Pythium sylvaticum*; heterothallism. Mycologia 59 : 589 - 595.
- Papavizas, G.C. and W.A.Ayers. (1964). Effect of various carbon sources on growth and sexual reproduction of *Aphanomyces euteiches*. Mycologia 56 : 516 - 830.
- Papazian, H.P. (1950). Physiology of the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. Botan. Gaz. 112 : 143 - 163.
- Parag, Y. (1965). Common - B heterokaryosis and fruiting in *Schizophyllum commune*. Mycologia 57 : 543 - 561.
- Park, D. (1960). Antagonism - the background to soil fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 148 - 159.
- Park, D. (1967). The importance of anitbiotics and inhibiting substances. In : Burges, A., and F.Raw , Eds., Soil biology. Academic Press, New York. pp. 435 - 447.
- Pateman, J.A. and J.R.Kinghorn. (1967). Nitrogen metabolism. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Ed., The filamentous fungi . Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 159 - 237 .
- Paught, R.L., and W.D.Gray. (1969). Studies on the growth of the osmiophilic fungus *Eremascus albus*. Mycologia 61 : 281 - 288.

References

- Pearson, L.C. (1970). Varying environmental conditions in order to growth intact lichens under laboratory conditions. *Am.J.Botany* 57 : 659 - 664.
- Peppler, H.J. (1960). Yeast. In : Matz, S.A., Ed., *Bakery techonology and engineering*. Avi, Westport, Conn. pp. 35 - 74.
- Peppler, H.J. (1967). Ethyl alcohol, lactic acid, acetone - butyl alcohol and other microbial products. In : Peppler, H.J., Ed., *Microbial technology*. Reinhold Publishing Co., New York. pp 403 - 416.
- Peppler, H.J. (1969). Production of yeasts and yeast products. In : H.J.Peppler and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 157 - 185.
- Perez - Llano, G.A. (1944). Economic uses of lichens. *Econ.Botany* 2 : 15 - 45.
- Perez - Llano, G.A. (1944). Lichens - their biological and economic significance. *Botan.Rev.* 10 : 1 - 65.
- Pearlman, D. (1979). Microbial production of antibiotics. In : H.J.Peppler, and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 241 - 280.
- Petch, T. (1925). Studies in entomogenous fungi. VIII. Notes on *Beauveria*. *Trans. Brit.Mycol.Soc.* 10 : 244 - 271.
- Peterson, D.H. (1963). Microbial transformations of steroids and their application to the preparation of hormones and derivatives. In : Rainbow, C., and H.Rose, Eds., *Biochemistry of industrial microorganisms*. Academic Press, New York. pp. 537 - 606.
- Peyronel, B., B.Fassi, A.Fontana, and J.M. Trappe. (1969). Terminology of mycorrhizae. *Mycologia* 61 : 410 - 411
- Phaff, H.J., and M.A.Amerine. (1979). Wine. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 131 - 153.
- Plomley, N.J.B. (1959). Formation of the colony in the fungus *Chaetomium*. *Australian J.Biol. Sci.* 12 : 53 - 64.

References

- Pontecorvo, G. (1956). The parasexual cycle in fungi. *Ann. Microbiol.* 10 : 393 - 400.
- Pontecorvo, G. (1958). Trends in genetic analysis. Columbia University Press, New York. 145 pp.
- Pool, V.W., and M.B.McKay. (1916). Relation of stomatal movement to infection by *Cercospora beticola*. *J.Agr.Res.* 5 : 1011 - 1037.
- Prescott, S.C., and C.G.Dunn. (1959). Industrial microbiology. Third ed. McGraw - Hill Book Company, New York. 945.
- Pugliese, F.A., and J.P.White. (1973). Zinc stimulation of nitrogen assimilation by *Helminthosporium cynodontis*. *Mycologia* 65 : 295 - 309.
- Purdy, L.H. (1951). Sexual hormones in *Achlya*. *Am. Scientist* 39 : 110 - 120, 130.
- Purdy, L.H. (1952). Chemical regulation of sexual processes in the thallophytes. *Botan. Rev.* 18 : 447 - 454.
- Purdy, L.H. (1953). Tetrapolar sexuality. *Quart. Rev. Bol.* 28 : 233 - 259.
- Purdy, L.H. (1956). Factors affecting apothecial formation by *Sclerotinia sclerotiorum*. *Phytopathology* 46 : 409 - 410.
- Purdy, L.H. (1959). Sexual versatility and evolutionary processes in fungi. *Mycologia* 51 : 107 - 124.
- Purdy, L.H. (1960). The control of sex in fungi. *Am.J.Botany* 47 : 794 - 808.
- Purdy, L.H. (1966 a). Life cycles, basic patterns of sexuality, and mechanisms. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., *The fungi - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 2 : 473 - 511.
- Purdy, L.H. (1966 b). Genetic of sexuality in higher fungi. Ronald Press, New York. 283 pp.
- Purdy, L.H., and J.P.San Antonion. (1954). Heterokaryotic mutagenesis in 9 Hymenimycetes. I. Heterokaryosis in *Schizophyllum commune*. *Am.J.Botany* 41 : 69 - 86.

References

- Ramachandran, S., and D.Gottlieb. (1963). Pathways of glucose catabolism in *Caldariomyces fungago* (III.). Biochim. Biophys. Acta 96 : 74 - 84.
- Raney, W.A. (1965). Physical factors of the soil as they affect soil microorganisms. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 115 - 119.
- Raper, K.B., and D.F.Alexander. (1945). *Penicillin* : V. Mycological aspects of penicillin production. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 61 : 74 - 113.
- Ratnay, J.B. M., A.Schibeci, and D.K.Kidby. (1975). Lipids of yeasts. Bacteriol. Rev. 39 : 197 - 231.
- Richardson, D.H.S. (1973). Photosynthesis and carbohydrate movement. In : Ahmadian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 249 - 288.
- Rippon, J.W. (1978). Mycosis (pathogenesis and epidemiology). In : Vinken, P.J., and W.G.W.BRYN, Eds. Handbook of clinical of clinical neurology. 45 : 371 - 381.
- Rippon, J.W. (1980). Dimorphism in pathogenic fungi. CRC Critical Reviews in Microbiology. pp. 49 - 97.
- Rippon, J.W., and G.H.Scherr. (1959). Induced dimorphism in dermatophytes. Mycologia 51 : 902 - 914.
- Robbins, W.J. (1939). Growth substances in agar. Am. J. Botany 26 : 772 - 778.
- Robbins, W.J., and A.Hervey. (1960). Light and the development of *Poria ambigua*. Mycologia 52 : 231 - 247.
- Robbins, W.J., and F. Kavanagh. (1942). Vitamin deficiencies of the filamentous fungi. Botan. Rev. 8 : 411 - 471.
- Robbins, W.J., and F.Kavanagh. (1938). Thiamine and growth of *Pythium butleri*. Bull. Torrey Botan. Club 65 : 453 - 461.

////////////////////// References //////////////////////////////////

- Robertson, N.F. (1956). The mechanism of cellular extension and branching. In : Ainsworth G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 613 - 632.
- Robinson, P.M., D.Park, and M.K.Garrett. (1968). Sporostatic products of fungi. Trans. Brit.Mycol.Soc. 51 : 113 - 124.
- Robinson, W. (1926). The conditions of growth and development of *Pyronema confluens*, Tul. {*P. omphalodes*, (Bull.) Fuckel}. Ann.Botany London 40 : 245 - 272.
- Rockett, T.R., and C.L.Kramer. (1974). Periodicity and total spore production by lignicolous basidiomycetes. Mycologia 66 : 817 - 829.
- Rolf, R.T., and F.W.Rolfe. (1925). The romance of the fungus world. (1974 reprint.) Dover Publications, Inc., New York. 308 pp.
- Roper, J.A. (1966). Mechanisms of inheritance 3. The parasexual cycle. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 589 - 617.
- Ross, I.S. (1975). Some effects of heavy metals on fungal cells. Trans Brit. Mycol. Soc. 64 : 175 - 193.
- Rothstein, A. (1965). Uptake and translocation I. Uptake. In : Ainsworth, G.C. and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New Yourk. 1 : 429 - 455.
- Rovira, A.D. (1965). Plant root exudates and their influence upon soil microorganisms. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angles, Calif. pp. 170 - 186.
- Ryan, F.J., G.W.Beadle, and E.L.Tatum. (1943). The tube method of measuring the growth rate of *Neurospora*. Am . J . Botany 30 : 784 - 799.
- Sakanen, K.V. (1963). Wood lignins. In : Browning, B.L., Ed., The chemistry of wood. Jhon Wiley & Sons ,Inc., New York. pp. 249 - 311.

References

- Saltreli, C. G., and C.P.Coppola. (1979). Effect of light on growth metabolite synthesis in *Candida albicans*. *Mycologia* 71 : 773 - 785.
- Saracheh, A., and N.P. Higgins. (1972). Effects of ergosterol, palmitic acid and related simple lipids on the recovery of *Candida albicans* from ultraviolet irradiation. *Arch. Mikrobiol.* 82 : 38 - 54.
- Schisler, L.C., and O.Volkoff. (1977). The effect of safflower oil on mycelial growth of Boletaceae in submerged liquid cultures. *Mycologia* 69 : 118 - 125.
- Schuerch, C. (1963). The hemicelluloses. In : Browning, B.L., Ed., *The chemistry of wood*. Jhon Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 191 - 243.
- Scott G.D. (1956). Further investigations of some lichens for fixation of nitrogen. *New Phytologist* 55 : 111 - 116.
- Scott G.D. (1967). Studies of the lichen symbiosis : 3. The water relations of lichens on granite kopjes in central Africa. *Lichenologist* 3 : 368 - 385.
- Sebek, O.K., and D.Perlasm. (1979). Microbial transformation of steroids and sterols. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 483 - 496.
- Sherwood, W.A. (1971). Some observations on the sexual behavior of the progeny of six isolates of *Dictyuchus monosporus*. *Mycologia* 63 : 22 - 30.
- Shigo, A.L. (1960). Parasitism of *Gonatobotryum fuscum* on species of *Ceratocystis*. *Myologia* 52 : 584 - 598.
- Shigo, A.L., C.D.Anderson, and H.L.Barnett. (1961). Effects of concentration of host nutrients on parasitism of *Piptocephalis xenophila* and *P. virginiana*. *Phytopathology* 51 : 616 - 620.
- Shrum, R.D. (1978). Forecasting of epidemics. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds. *Plant disease - an advanced treatise*. Academic Press, New York. 2 : 223 - 238.

References

- Silver, J.C., and P.A.Horgen. (1974). Hormonal regulation of presumptive mRNA in the fungus *Achlya ambisexualis*. *Nature* 249 : 252 - 254.
- Siu, R.G.H., and E.T.Reese. (1953). Decomposition of cellulose by microorganisms. *Botan.Rev.* 19 : 377 - 416.
- Van Rensburg, S.J., J.J.Van Der Watt, I.F.H.Purchase, L.P.Coutinho, and R.Markham. (1974). Primary liver cancer rate and aflatoxin intake in high cancer area. *South African Medical Journal* 48 : 2508a - 2508 d.
- Skey, E. (1979). Lichens as biological indicators of air pollution. *Ann.Rev.Phytopathol.* 17 : 325 - 341.
- Slankis, V. (1971). Formation of ectomycorrhizae of forest trees in relation to light, carbohydrates, and auxins. In : Hacskeylo, E., Ed., *Mycorrhizae*. U.S.Department of Agriculture Forest Service. Misc. Publ. No. 1189, pp. 151 - 167.
- Slankis, V. (1973). Hormonal relationships in mycorrhizal development IN : Marks, G.G., and T.T. Kozlowski, Eds., *Ectomycorrhizae - their ecology and physiology*. Academic Press, New York. pp. 231 - 298.
- Slankis, V. (1974). Soil factors influencing formation of mycorrhizae. *Ann.Rev.Phytopathol.* 12 : 437 - 452.
- Slifkin, M.E. (1963). Parasitism of *Olpidiopsis incrassata* on members of the Saprolegniaceae. II. Effect of pH and host nutrition. *Mycologia* 55 : 172 - 182.
- Small, E. (1971). Candidiosis (moniliasis). In : Kirk, R.W., Ed. *Current veterinary therapy IV. Small animal practice*. W.B.Saunders, Philadelphia. pp. 288 - 289.
- Smith, A.H. (1971). Taxonomy of ectomycorrhizae - forming fungi. In : Hacskeylo, E.ED., *Mycorrhizaes*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Misc. Publ.No. 1189, pp. 1 - 18.
- Smith, D.C. (1962). The biology of lichen thalli. *Biol.Rev.* 37 : 537 - 570.
- Smith, D.C. (1963). Experimental studies of lichen physiology. In : *Symbiotic associations. Thirteenth Symp. Soc.Gen.Microbiol.* 13 : 31 - 50.

References

- Smith, D.C., E.A.Drew. (1965). Studies in the physiology of lichens V. Translocation from the algal layer to the medulla in *Peltigera polydactyla*. *New Phytologist* 64 : 195 - 200.
- Smith, J.E., and J.C.Galbrith. (1971). Biochemical and physiological aspects of differentiation in the fungi. *Adv. Microbial Physiol.* 5 : 45 - 134.
- Smith, J.E., K.Gull, J.G.anderson, and S.G.Deans. (1976). Organelle changes during fungal spore germination. In : D.J.Weber, and W.M.Hess, Eds., *The fungal spore - from and function*. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 301 - 352.
- Snell, E.E. (1948). Use of microorganisms for vitamins. *Physiol. Rev.* 28 : 255 - 282.
- Snell, W.H. (1923). The effect of heat upon the mycelium of certain structural - timber - destroying fungi. *Am.J.Botany* 10 : 399 - 411.
- Snyder, W.C., and H.N.HANSEN. (1954). Species concept, genetics, and pathogenicity in *Hypomyces solani*. *Phytopathology* 44 : 338 - 324.
- Sols, A., C.Gancedo, and G.Delafuente. (1971). Energy - yielding metabolism in yeasts. In : Rose. A.H., and J.S. Harrison, Eds., *The Academic Press*, New York. 2 : 271 - 307.
- Srb, A.m., and N.H.Horowitz. (1944). The ornithine cycle in *Neurospora* and its genetic control. *J.Biol.Chem.* 154 : 129 - 139.
- St.George, A.A., T.E.Snyder, W.W.Dykstra, and L.S. Henderson. (1954). Biological agents of deterioration. In : Greathouse, G.A., and C.J.Wessel, Eds., *Deterioration of materials - causes and preventive techniques*. Reinhold Publishing Co., Stamford, Conn. pp. 175 - 233.
- Stakman, E.C., and J.J.Christensen. (1953). Problems of variability in fungi. In : *Plant diseases - the yearbook of agriculture*. U.S.Department of Agriculture, Washington D.C. pp. 35 - 62.
- Stakman, E.C., and J.J.Christensen. (1960). The problem of breeding resistant varieties. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds.

////////////////////// References //////////////////////////////////

- Plant Pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 567 - 624.
- Stakman, E.C., and JG.Harrar. (1957). Principles of plant pathology. Ronald Press, New York. 581 pp.
- States, J.S. (1975). Normal basidiocarp development of *Gelephyllum (Lenzites) sapiarium* in culture. Mycologia 67 : 1166 - 1175.
- Steinberg, R.A. (1938). The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger*. J.Agr. Res. 57 : 569 - 574.
- Steinberg, R.A. (1939). Relation of carbon nutrition to trace - element and accessory requirements of *Aspergillus niger*. J.Agr. Res. 59 : 749 - 763.
- Steinberg, R.A. (1950). Growth of fungi in synthetic nutrient solutions. II. Botan. Rev. 16 : 208 - 558.
- Steinhaus, E.A. (1949). Principles of insect pathology. First ed. McGraw - Hill Book Company, New York. 757 pp.
- Steinhaus, E.A. (1957). Microbial diseases of insects. Ann. Rev. Microbiol. 11 : 165 - 182.
- Sternberg, M. (1976). Microbial rennets. Adan. Appl. Microbiol. 20 : 135 - 157.
- Stewart, G.G. (1974). Some thoughts on the microbiological aspects of brewing and other industries utilizing yeast. Advan.ApplMicrobiol. 17 : 233 - 264.
- Suomalainen, H., and E.Oura. (1971). Yeast nutrition and solute uptake. In : A.R.Rose and J.S.Harrison, Eds., The yeasts. Academic Press, New York. 2 : 3 - 74.
- Suomalainen, H., and Oura. (1971). Yeast nutrition and solute uptake. In : A.H.Rose and J.S.Harrison, Eds., The yeasts . Academic Press, New York. 2 : 3 - 74.
- Sussman, A.S. (1953). The effect of furfural upon the germination and respiration of ascospores of *Neurospora tetrasperma*. Am.J,Botany 40 : 401 - 404.

References

- Sussman, A.S. (1961). The role of endogenous substrates in the dormancy of *Neurospora*. In : Halvorson, H.O., Ed., Spores II. Burgess Publishing Co., Minneapolis. pp. 198 - 217.
- Sussman, A.S. (1966 a). Dormancy and spore germination. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 733 - 764.
- Sussman, A.S. (1966 b). Types of dormancy as represented by conidia and ascospores of *Neurospora*. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterwrth & Co., Ltd., London. pp. 235 - 257.
- Sussman, A.S. (1976). Activators of fungal spore germination. In : D.J.Weber and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. John Wiley & Sons, Inc., New York .pp. 101 - 137.
- Sussman, A.S., and H.O.Halvorson. (1966). Spores - their dormancy and germination. Harper & Row, Publishers, Inc., New York. 354 pp.
- Sylvester, J.C., and R.D.Coghill. (1954). The penicillin fermentation. In : Uderkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 2 : 219 - 263.
- Tabak, H.H., and W.B.Cooke. (1968 a). The effects of gaseous environments on the growth and metabolism of fungi. Botan. Rev. 34 : 126 - 252.
- Tabak, H.H., and W.B.Cooke. (1968 b). Growth and metabolism of fungi in an atmosphere of nitrogen. Mycologia 60 : 115 - 140.
- Taber, W.A. (1966). Morphogenesis in Basidiomycetes. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York 2 : 387 - 412.
- Talbot, P.H.B. (1952). Dispersal of fungus spores by small animals inhabiting wood and bark. Trans. Brit. Mycol. Soc. 35 : 123 - 128.
- Talboys, P.W. (1978). Dysfunction of the water system. In: Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 141 - 162.

References

- Tan, K.K. (1975). Interaction of near - ultraviolet, blue, and far red light in sporulation of *Botrytis cinerea*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 64 : 215 - 222.
- Tanada, Y. (1959). Microbial control of insect pests. Ann.Rev.Entomol. 4 : 277 - 295.
- Tatum, E.L., S.R. Gross, G.Ehrensward, and L.Garnjorbst. (1954). Synthesis of aromatic compounds by *Neurospora*. Proc. Natl. Acad. Sci. 40 : 271 - 276.
- Tenney, R.I. (1954). The brewing industry. In : Underkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York 1 : 172 - 195.
- Thom, C. (1944). Molds in the cheese industry. J.N.Y. Botan. Graden 45 : 105 - 113.
- Thomas, D.M., and T.W.Goodwin. (1967). Studies on carotenogenesis in *Blakeslea trispora* I. General observations on synthesis in mated and unmated strains. Phytochemistry 6 : 355 - 360.
- Timberlake, W.E. (1976). Alterations in RNA and protein synthesis associated with steroid hormone - induced sexual morphogenesis in the water mold *Achlya*. Develop. Biol. 51 : 202 - 214.
- Timnick, M.B., H.L.Barnett, and V.G.Lilly. (1952). The effect of method of inoculation of media on sporulation of *Melanconium fuligineum*. Mycologia 44 : 141 - 149.
- Timnick, M.B., V.G.Lilly, and H.L.Barnett. (1951). The effect of nutrition on the sporulation of *Melanconium fuligineum* in culture. Mycologia 43 : 625 - 634.
- Tinker, P.B.H. (1975). Effects of vesicular - arbuscular mycorrhizae on higher plants. Symp. Soc. Exptl. Botany 29 : 325 - 349.
- Tinline, R.D., and B.H.MacNeill. (1969). Parasexuality in plant pathogenic fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 7 : 147 - 170.
- Tomiyama, K. (1963). Physiology and biochemistry of disease resistnce of plant. Ann.Rev.Phytopathol. 1 : 295 - 324.

References

- Towers, G.H. N. (1976). Secondary metabolites derived through the shikimate - chorismate pathway. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 460 - 474.
- Trappe, J.M. (1962). Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. Botan.Rev. 28 : 538 - 606.
- Trione, E.J.Leach. (1969). Light - induced sporulation and sporogenic substances in fungi. Phytopathology 59 : 1077 - 1083.
- Turian, G. (1966). Morphogenesis in Ascomycetes. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York, 2 : 339 - 385.
- Turian, G. (1974). Sporogenesis in fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 12 : 129 - 137.
- Turian, G. (1975). Differentiation in *Allomyces* and *Neurospora*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 64 : 367 - 380.
- Turian, G., and D.B. Bianchi. (1972). Conidiation in *Neurospora*. Botan. Rev. 38 : 119 - 154.
- Turian, G., E.C. Cantino. (1959). The stimulatory effect of light on nucleic acid synthesis in the mould *Blastocladiella emersonii*. J.Gen. Microbiol. 21 : 721 - 735.
- Turner, W.B. (1976). Polykerids and related metabolites. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London . 2 : 445 - 459.
- Tuveson, R.W., and E.D.Garber. (1961). Genetics of phytopathogenic fungi. IV. Experimentally induced alterations in nuclear ratios of heterokaryons of *Fusarium oxysporum* f. *pisi*. Genetics 46 485 - 492.
- Uritani, I., and T.Akazawa. (1959). Alternation of the respiratory pattern in infected plants. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 349 - 390.
- Utter, W.E., R.E. Barden, and B.L.Taylor. (1975). Pyruvate carboxylase : an evaluation of the relationships between

References

structure and mechanism and between structure and catalytic. Advan. Enzymol. 42 : 1 - 72.

- Van Niel, C.B., G.E. Garner, and A.L. Cohen. (1972). On the mechanism of ballistospore discharge. Arch. Mikrobiol. 84 : 129 - 140.
- Van Sumere, C.F., C.van Sumere - de Preter, L.C.Vining, and G.A.Ledingham. (1957). Coumarins and phenolic acids in the uredospores of wheat stem rust. Can.J.Mikrobiol. 3: 847 - 862.
- Vey, A., and J.Fargues. (1977). Histological and ultrastructural studies of *Beauveria bassiana* infection in *Leptinotarsa decemlineata* larvae during ecdysis. J.Invertbrate Pathol. 30 : 207 - 215.
- Vining, L.C., and W.A.Taber. (1963). Alkaloids. In : Rainbow, C., and A.H.Rose, Eds., Biochemistry of industrial micro - organisms. Academic Press, New York. pp. 341 - 378.
- Voigt, G.K. (1971). Mycorrhizae and nutrient mobilization. In : HacsKaylo, E. Ed., Mycorrhizas. U.S. Department of Agriculture Forest Service Misc.Publ. No. 1189, pp. 122 - 131.
- von Oettingen, W.F. (1958). Poisoning - a guide to clinical diagnosis and treatment. W.B. Saunders Co., Philadelphia, Pa. 627 pp.
- Waid, J.S. (1960). The growth of fungi in soil. In: Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 55 - 75.
- Waksman, S.A. (1938). Humus : origin, chemical composition and importance in nature. The Williams & Wilkins Company, Baltimore. 526 pp.
- Waksman, S.A. (1944). Antibiotic substances, production by microorganism - nature and mode of action. Am.J.Public Health 34 : 358 - 364.
- Waksman, S.A. (1952). Soil microbiology. John Wiley & Sons, Inc., New York. 356 pp.

References

- Waksman, S.A., and E.S.Horning. (1943). Distribution of antagonistic fungi in nature and thier antibiotic action. *Mycologia* 35 : 47 - 65.
- Waksman, S.A., and W.Nissen. (1932). On the nutrition of the cultivated mushroom, *Agaricus campestris*, and the chemical changes brought about by this organism in the manure compost. *Am.J.Botany* 19 : 514 - 537.
- Walker, J.C., K.P.Link, and H.R.Angell. (1929). Chemical aspects of disease resistance in the onion. *Proc. Natl.Sci.* 15 : 845 - 850.
- Walker, J.C., K.P.Link, and M.A.Stahmann. (1955). Chemical nature of disease resistance in plant. *Ann.Rev.Plant Physiol.* 6 : 351 - 366.
- Walker, L.B., and E.N.Andersen. (1925). Relation of glycogen to spore - ejection. *Mycologia* 17 : 154 - 159.
- Walker, P., and M. Woodbine. (1976). The biosynthesis of fatty acids. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., *The filamentous fungi*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 137 - 158.
- Walkey, D.G.A., and R.Harvey. (1966). Spore discharge rhythms in Pyrenomycetes. I.A survey of the periodicity of spore discharge in Pyrenomycetes, *Trans. Brit.Mycol Soc.* 49 : 583 - 592.
- Walkey, D.G.A., and R.Harvey. (1968). Spore discharge rhythm in Pyrenomycetes. IV. The influence of climatic factors. *Trans. Brit.Mycol.Soc.* 51 : 779 - 786.
- Walting, R., and M.R.D.Seaward. (1976). Some observations on puff - balls from Biritish archenological sites. *J.Archaeol.Sci.* 3 : 165 - 172.
- Wang, H.L., and C.W. Hesseltine. (1979). Mold - modified foods. In : Peppler, H.J., and D.Pearlman, Eds., *Microbial technology*, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 95 - 129.
- Warcup, J.H. (1951 a). Studies on the growth of Basidiomycetes in soil. *Ann.Botany London.* II. 1 : 305 - 317.
- Warcup, J.H. (1951 b). Theecology of soil fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 34 : 376 - 399.

////////////////////// *References* ////////////////////////

- Warcup, J.H. (1959). Studies on Basidiomycetes in soil. Trans. Brit.Mycol.Soc. 42 : 45 - 52.
- Warcup, J.H. (1967). Fungi in soil. In : Burges, A., and F.Raw, Eds. Soil biology. Academic Press, New York. 532 pp.
- Wasson, R.G. (1961). The hallucinogenic fungi of Mexico : an inquiry into the origins of the religious idea among primitive peoples. Botanical Museum Leaflets Harvard Univ. 19 : 137 - 162.
- Wasson, R.G. (1962). The hallucinogenic mushrooms of Mexico and psilocybin : a bibliography. Botanical Museum Leaflets Harvard Univ. 20 : 25 - 73.
- Wasson, V.P., and R.G.Wasson. (1957). Mushrooms, Russia, and history. Pantheon Books, New York. Vols. 1 and 2. 433 pp.
- Watson, A.G., and E.J.Frod. (1972). Soil fungistasis - a reappraisal. Ann.Rev.Phytopathol. 10 - 327 - 348.
- Weber, N.A. (1945). The biology of the fungus - growing ants. Part VIII. The Trinidad, B.W.I., species. Rev. Entomol. 16 : 1 - 88.
- Weber, N.A. (1972 a). Gardening ants - the attines. Mem. Amm. Phil. Soc. 92 : 1 - 146.
- Weber, N.A. (1972 b). The fungus - culturing behavior of ants. Am.Sci. 60 : 448 - 456.
- Weber, N.A. (1972 c). The attines : the fungus - culturing ants. Am.Sci. 60 : 448 - 456.
- Weber, N.A. (1979). Fungus - culturing ants. In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 77 : 116.
- Webster, J. (1959). Experiments with spores of aquatic Hyphomycetes. I. Sedimentation and impaction on smooth surfaces. Ann.Botany London II. 23 : 595 - 611.
- Webster, R.K. (1974). Recent advanced in the genetics of plant pathogenic fungi. Ann.Rev.Phytopathol. 12 : 129 - 137.

References

- Weete, J.D. (1973). Sterols of the fungi : distrobution and biosynthesis. *Phytochemistry* 12 : 1843 - 1864.
- Weete, J.D. (1974). Fungal lipid biochemistry : distribution and metabolism. Plenum Press, C., and A.H. Rose, Eds.,
- Weinshank, D.J., and J.C.Garever. (1967). Thcory and design of aerobic fermentations. In : Peppler, H.J., eD., Microbial technology. Reinhold Publishing Co., New York. pp. 417 - 449.
- Werkman, T.A., and H. van den Ende. (1973). Trisporic acid synthesis in *Blakeslea trispora* - Interaction between plus and minus mating types. *Arch. Mikrobiol.* 90 : 365 - 374.
- Wessel, C.J. (1954 a). Paper. In : Greathouse, G, G.A., and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techniques. Reinblishing Co., Stamford. Conn. pp. 355 - 407.
- Wessel, C.J. (1954 b). Textiles and cordage. In : Greathouse, G.A. and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techniques. Rehinhold Publishing Co., Stamford, Conn. pp. 408 - 506.
- Westermann, D.H., N.J. Huige. (1979). Beer brewing. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 1 - 37.
- Whaley, J.W., and H.L. Barnett. (1963). Parasitism and nutrition of *Genatobotrys simplex*. *Mycologia* 55 : 199 - 210.
- Wheeler, B.E.J. (1968). Fungal parasites of plant. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 179 - 210.
- Wheeler, H.E. (1954). Genetics and evolution of heterothallism in *Glomerella*. *Phytopathology* 44 : 342 - 345.
- Wheeler, H.E., J.W.McGahen. (1952). Genetics of *Glomerella*. X. Genes affecting sexual reproduction. *Am.J.Botany* 39 : 110 - 119.

References

- White, W.L., G.R.Mandels, and R.G.H.Siu. (1950). Fungi in relation to the degradation of woolen fabrics. *Mycologia* 42 : 199 - 223.
- White, W.L., R.T. Darby, G.M. Stechert, and K. Sanderson. (1948). Assay of cellulolytic activity of molds isolated from fabrics and related items exposed in the tropics. *Mycologia* 40 : 34 - 84.
- Whitehouse, H.L.K. (1949). Heterothallism and sex in the fungi. *Cambridge Phil. Biol. Rev.* 24 : 411 - 447.
- Wieland, T., and O.Wieland. (1972). The toxic peptides of *Amanita* species. In : Kadis, S., A.Ciegler, and S.J.Aji, Eds., *Microbial toxins*. Academic Press, New York. 8 : 249 - 280.
- Wilkins, W.H., and G.C. Harris. (1946). The ecology of the larger of the fungi V. An investigation into the influence of rainfall and temperature on the seasonal production of fungi in a beechwood and a pinewood. *Ann. Appl. Biol.* 33 : 179 - 188.
- Wilkins, W.H., and S.H.M. Patrick. (1940). The ecology of the larger fungi IV. The seasonal of grassland fungi with special reference to the influence of environmental factors *Ann. Appl. Biol.* 27 : 17 - 34.
- Wilkinson, J.F., and A.H. Rose. (1963). Fermentation processes. In : Rainbow, C., and A.H. Rose, Eds., *Biochemistry of industrial microorganisms*. Academic Press, New York. pp. 379 - 414Æ
- Williams, P.H. (1979). How fungi induce disease. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds. *Plant disease - an advanced treatise*. Academic Press, New York 4 : 163 - 179.
- Willoughby, L.G. (1956). Studies on soil chytrids. I. *Rhizidium richmondense* sp. nov. and its parasites. *Trans. Brit. Mycol. soc.* 39 : 125 - 141.
- Wilson. J.W., and O.A. plunkett. (1965). The fungous diseases of man. University of California Press, Berkeley, Calif. 428 pp.
- Wood, E.J.F. (1965). *Marine microbial ecology*. Reinhold Publishing Co., Stamford, Conn. 243 pp.
- Wood, R.K.S. (1960). Pectie and cellulolytic enzymes in plant disease. *Ann.Rev.Plant Physiol.* 11 : 299 - 322.

References

- Woodward, R.C. (1972). Studies on *Podosphaera* (Ell. & Ev.) I. The mode of perennation. Trans. Brit. Mycol. Soc. 12 : 173 - 204.
- Wright, E.T. (1974). Coccidioidomycosis : mycology - pathology - immunology. In : Ropinson, H.M., Ed. The diagnosis and treatment of fungal infections. Charles CThomas, Springfield, Ill. pp. 341 - 353.
- Wurtz, T., and J. Jockusch. (1975). Sexual differentiation in *Mucor* : trisporic acid response mutants and mutants blocked in zygosporangium development. Development. Develop. Biol. 43 : 213 - 220.
- Young, F.M., and B.J.B. Wood. (1974). Microbiology and biochemistry of soy sauces fermentation. Advan. Appl. Microbiol. 17 : 157 - 194.
- Zalokar, M. (1959). Growth and differentiation of *Neurospora hyphae*. Am.J.Botany 46 : 602 - 610.
- Zentmyer, G.A., and J.G. Bald. (1977). Management of the environment. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise Academic press, New York. 1 : 121 - 144.
- Zimmerman, M.H., and J. McDonough. (1978). Dysfunction in the flow of food. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise Academic press, New York 3 : 117 - 140.
- Zoberi, M.H. (1961). Take - off of mould spores in relation to wind speed and humidity. Ann.Botany London II. 25 : 53 - 64.
- Zoberi, M.H. (1973). Influence of water on spore release in *Cookeina sulcipes*. Mycologia 65 : 155 - 160.

Glossary	المصطلحات ومعانيها
Acervulus pl [*] ., acervuli	كويمة كونيدية . (acervus L.* = بناء متراص) . كتلة من الحوامل الكونيدية والكونيديات متزاحمة بشدة توجد تحت الكيوتيكل أو تحت البشرة ولا تغطى بنسيج فطري .
Aeciospore	جرثومة أسيدية وهي (aikia Gr.* = ضرر ، sporos = بذرة) . جرثومة ثنائية النوى تتولد في وعاء أسيدى .
Aecium pl, aecia	وعاء أسيدى ، البثرة الأولى التى تتولد بعد الاندماج البلازمى وتحمل جراثيما أسيدية ثنائية النوى ، الطور I (فى رتبة فطريات الأصداء) .
Aerobe	حياه هوائية . (aer Gr. = هواء ، bios = حياه) . كائن يحتاج إلى أكسجين حر للتنفس
Aerobic	كائن هوائى .
Agaric	عيش غراب ذو خياشيم ، أو أحد أفراد فصيلة عيش الغراب .
Alternation of generations	تبادل الأجيال . تتابع الثالوسات الجاميطية والجرثومية فى دورة حياة كائن .
Anaerobic	لا هوائى . كائن لا يحتاج إلى أكسجين حر أو جزيئى للتنفس .
Anamorph	غير كامل (ana Gr. = ثانية ، morphe = شكل) . الطور اللاجنسى (الكونيدى عادة) فى دورة حياة الفطر (أنظر telomorph) .

* إختصارات : pl. = الجمع ، L. = لاتينى ، Gr = يونانى

Annulus pl., annuli	طوق (L. ، حلقة) . حافة غشائية تحيط الساق فى أحد بالفطريات البازيدية الخصبة .
Antagonism	تضاد . علاقة بيئية بين الكائنات يحدث فيها أن يضار شريك أو أكثر أو تحدد نشاطها .
Antheridium pl., antheridia	أنثريدة (تصغير من اليونانية anthos = زهرة) . حواظ مشيجية مذكرة .
Antibiosis	تضاد حيوى (Gr. ، anti = ضد ، bios = حياة) . إنتاج مضاد (أو مضادات) حيوية التى تؤثر على كائنات أخرى عكسيا .
Antibiotic	مضاد حيوى . مركب ذو وزن جزيئى عالى ينتج بواسطة كائن حي دقيق يعطى سما متخصص التأثيرات على كائنات حية دقيقة أخرى حساسة له .
Apomictic	(غير خلطى Gr. ، apo = يحتاج ، mixis = خلط) . النمو بدون الخلط
Apomixis	دون خلط . نمو منتج يكون طبيعيا نتيجة تكاثر جنسى بدون اندماج بلازمى ، إتحاد نووى ، أو إنقسام إختزالى .
Apophysis	أبو فيسس (Gr. ، apo = يحتاج ، physis = نمو) . انتفاخ خلية خضرية تحت الحافظة الاسبورانجية فى بعض الكيتريدات .
Apothecium pl., apothecia	ثمرة أسكية قرصية (apo = يحتاج ، theke = غمد) . ثمرة أسكية تكون فيها الطبقة الخصيبية غير مغطاه بنسيج فطرى عند النضج
Appressorium pl., appressoria	عضو التصاق أو لاطى (L. apprimere = يضغط ضد) . تضخم فى الخيط الفطرى أو

	أنبوية الانبات التي تلامس العائل قبل أن يأخذ الاختراق محلة .
Arbuscule	إنتفاخ ، نهاية بشكل إنتفاخ للخييط الفطرى تتكون بواسطة بعض الفطريات الميكوريزية ولا تعرف وظيفة محددة له .
Archicarp	ثمرة أولية (archi Gr. = أول ، Karpos = ثمرة) . العضو أو الأعضاء المؤنثة والخلايا المدعمة (فى الفطريات الأسكية) .
Ascocarp	ثمرة أسكية أو زقية (askos ، Gr. = كيس ، Karpos = ثمرة) . حاملة الجراثيم الأسكية ، أو الثمرة الأسكية عديدة الخلايا المتكونة بواسطة أحد أفراد الفطريات الأسكية .
Ascogenous hyphae	هيفات أسكية . (askos = Gr. = كيس ، genesis = ينتج) تلك الهيفات ، التى تنشأ عادة من الثمرة الأسكية الأولية ، التى تنمو بعد ذلك إلى أكياس أسكية
Ascogonium pl., ascogonia	حافظة أسكية أو مولد أسكى ، (askos Gr. = كيس ، gone = ابن) . الخلية أو الخلايا فى الثمرة الأسكية الأولية التى تقوم بوظيفة حافظة مشيجية مؤنثة والتى تستقبل عادة الأنوية المذكرة وتنمو بعد ذلك إلى هيفات أسكية .
Ascospore	جرثومة أسكية (askos Gr. = كيس ، sporos = بذرة) . جرثومة تتولد داخل كيس أسكى .
Ascostroma pl., axcostromata	حشية أسكية (stroma = Gr. = كيس ، stroma = غطاء) . حشية تحمل أكياسا أسكية .

Ascus pl., asci	كيس أسكى (زق). الجمع زقاق (askos Gr. = كيس) الخلية التى يتم فيها الانقسام الاختزالى والتى تتكون فيها الجراثيم الداخلية ذات الأصل الجنسى .
Assimilation	تمثيل غذائى . امتصاص المواد الغذائية وتمثيلها داخل جسم الكائن .
Autoecious	أحادى العائل (autos Gr. = ذات ، oikos = منزل) . إمكانية اكمال دورة الحياة على عائل واحد (فى رتبة فطريات الأصداء) (أنظر heteroecious)
Autotrophic	ذاتى التغذية . (autos Gr. = ذات ، trophe = تغذية) . عدم الاعتماد على مصدر خارجى للغذاء العضوى (أنظر heterotrophic) .
Azygospore	لاقحة غير مخصبة أو جرثومة لازيجية azygos (Gr. = غير مناسب ، sporos = بذرة) . جسم يشبه الجرثومة الزيجية فى الشكل الظاهرى ولكنه من أصل لا جنسى (فى الفطريات الزيجية) .
Basidiocarp	ثمرة بازيدية . (basidion = قاعدة صغيرة ، karpos = ثمرة) . جسم ثمرى ينتج بواسطة أفراد الفطريات البازيدية ويحمل ثمارا بازيدية
Basidiole	وعى بازيدى . (basidion Gr. = قاعدة صغيرة) تركيب فى الطبقة الخصيبية يشبه فى تركيبه الظاهرى الوعاء البازيدى بدون ذنبيات ويحتمل أن يكون وعاء بازيدى غير ناضج أو تركيب عقيم بصفة دائمة ويوجد فى الطبقة الخصيبية لأفراد الفطريات البازيدية (أنظر Cystidium) .

Basidiospore	جرثومة بازيدية (basidion Gr.) = قاعدة صغيرة ، sporos = بذرة) . جرثومة جنسية تتولد خارجيا على وعاء بازيدى .
Basidium pl. basidia	وعاء بازيدى (عميد) ، basidion Gr. = قاعدة صغيرة) . الخلية التى يحدث فيها الاتحاد النووى والانقسام الاختزالى والتى تحمل خارجيا جراثيما من أصل جنسى .
Binding hyphae	هيفات رابطة . هيفات غير مقسمة ، كثيرة التفرع ، سميكة الجدر توجد فى الثمرة البازيدية وهى تربط طرزا أخرى من الهيفات (generative, lactiferous, and skeletal hyphae) (أنظر كل من
Biotrophic parasite	طفيل حيوى التغذية . (bios Gr. = حياه ، trophe = تغذية) . فطر يتطفل على كائن حى آخر والذى لا يقتل عائله ولكنه يتغذى على الخلايا الحية .
Bipolar sexuality	دورة جنسية ثنائية القطب (bi L. = اثنين ، polus = قطب) . طراز من التوالف الجنسى يحكم بواسطة جينات متعددة الأليلات توجد عند موقع واحد (أنظر tetrapolar sexuality)
Bitunicate	مزدوج الغلاف . (bi, L. = اثنين ، tunica = غطاء) . يملك جدار أسكى مزدوج (أنظر unitunicate) .
Blastic development	نمو برعمى أو جنينى . (blastos, Gr. = برعم ، خلية جنينية) . تكوين جرثومة كونيدية بتضخم ونضج بادئ كونيدى يتميز عن الهيفات الخضرية أو الحامل الكونيدى وهى تتضخم قبل تكوين حاجز يفصل الجرثومة الكونيدية

	<p>عن الخلية الأم . وفى النمو البرعمى الداخلى entron, Gr.) entroblastic development = (الموجود بالداخل) ، لا تستمر بعض طبقات جدار الجرثومة الكونيدية مع طبقات جدار الخلية الأم . وفى النمو البرعمى الكلى = holos, Gr.) holoblastic development كل (تكون جميع طبقات جدار الخلية الأم مستمرة مع طبقات جدار الجرثومة الكونيدية (أنظر thallic development) .</p>
Bolete	<p>أحد البوليتات . (bolos Gr. = رمية) . أحد أفراد فطريات عيش الغراب توجد به أنابيب بدلا من الخياشيم .</p>
Bromatium pl., bromatia	<p>طعام . (bromatos Gr. = طعام) . نهايات هيفية متضخمة ، تستحدث وتستخدم كطعام بواسطة النمل الزارع للفطريات .</p>
Budding	<p>تبرعم . إنتاج خلية جديدة من نمو خارجى صغير أو بروز من الخلايا الأم (فى الخمائر أو الجراثيم) (أنظر fission) .</p>
Capillitium pl., capillitia	<p>خصيلة شعيرية (capillus, L. = شعيرة) . كتلة من الألياف العقيمة تنتشر بين الجراثيم داخل جسم ثمرى (فى الفطريات البازيدية المعدية) .</p>
Carpogenic cell	<p>خلية مولدة ثمرية ، خلية تنمو إلى الحافظة الأسكية والخلايا المدعمة لها فى رتبة لابولينيات .</p>
Catahymenium	<p>طبقة خصيبة سفلية . (kata, Gr. = تحت أو أسفل ؛ hymen = غشاء) . أحد طرز الطبقة الخصيبة نشأت عمودية على الحويصلات</p>

	<p>العقيمة والتي فى النهاية تخترقها الأوعية البازيدية ؛ وهى غير مغلفة (أنظر euhymenium).</p>
Centrum	<p>لب . (Kentrom, Gr. = مركز) المحتويات الموجودة داخل الثمرة الأسكية ، متضمنة الجهاز الأسكى والخلايا العقيمة .</p>
Chemotropism	<p>أنظر tropism .</p>
Chlamydospore	<p>جرثومة كلاميدية (Chlamydos , Gr. = عباءة sporos = بذرة) . جرثومة لا جنسية مغلفة الجدار وتمثل تحول خلية هيفية .</p>
Clamp (connection)	<p>رابطة كلابية . نمو خارجى منحنى من خلية والذي عند انقسام الخلية يعمل كقنطرة تسمح بمرور إحدى النواتين الناتجتين من الانقسام إلى الخلية قبل الطرفية ، وبذلك تؤكد الابقاء على حالة ازدواج النوى (فى أفراد الفطريات البازيدية) .</p>
Cleistohymenial	<p>مغلق الطبقة الخصيبية . (Kleistos, Gr. = مغلق ، hymen = غشاء) . فى الأجسام الثمرية القرصية حيث تغطى الطبقة الخصيبية بنسيج خارجى أثناء جزء من النمو (أنظر gymnohymenial) .</p>
Cleistothecium pl., cleistothecia	<p>ثمرة أسكية مغلقة . (Kleistos, Gr. = مغلق ، theka = صندوق) . ثمرة أسكية تحاط فيها الأكياس الأسكية بنسيج فطرى ويدون فتحات تتكون بانتظام .</p>
Colonization	<p>استعمار . غزو طبقة تحتية أو بيئة بواسطة فطر .</p>

Colony	مستعمرة . كتلة محددة من الخلايا أو الخيوط الفطرية النامية من خلية فردية ، جزء هيفى ، أو جرثومة .
Columella pl., columellae	عويمد ، (columella , L. = عامود صغير) . عامود صغير عقيم داخل تركيب يحمل جراثيما ، وهو غالبا امتداد للساق المدعمة .
Compatible	توافق . تصف الشريكين الفطريين الجنسيين القادرين على إنتاج تزاوج خصب كل مع الآخر .
Competition	تنافس . الطلب الملح من كائنين على جزء من بعض متطلبات الراحة (مكان ، غذاء ، إلخ) والتي لا تكون كافية لامداد جميع الكائنات الموجودة .
Competitive saprophytic ability	مقدرة التنافس الترممية . وهى المقدرة النسبية لنجاح المنافسة مع المترممات الأخرى .
Complementation	الإكمال . إكمال النقص بواسطة نواة المتسبب عن طراز (أو طرز) نووية أخرى فى المتباين النووى .
Conidiophore	حامل كونيدي . (Konis , Gr. = تراب ، phoros = يحمل) . خيط فطر ، عادة متخصص فى التركيب ، والذي يحمل جرثومة كونيدية أو أكثر .
Conidium pl., conidia	جرثومة كونيدية . (konis , Gr. = تراب) . جرثومة لاجنسية رقيقة الجدار والتي تتولد طرفيا وخارجيا على الحامل الكونيدي وتتساقط عند النضج .
Constitutive dormancy	أنظر dormancy .

Coprophilous	محب للروث . (kopros , Gr. = روث ، philein = يحب) . أى يعيش على الروث .
Cortina	ستار . (مشتقة من L. cortis = ستار أى غطاء الوجه) . برقع يمتد من حافة القلنسوة فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة .
Crozier	خطاف . خفاف منحني عند طرف هيفا أسكية والذي سيصبح الكيس الأسكى .
Crustose thallus	ثالوس قشرى . (L. crusta = قشرة) . ثالوس مسطح قشرى الشكل والذي يلتصق بشدة بالطبقة التحتية (فى الأشنيات) (أنظر fruticose thallus, folios thallus .
Culture	مزرعة . (L. colere = يزرع) . (١) لتنمية كائن أو (٢) النمو الناتج . وتحدث عادة على البيئات الصناعية للاستخدام التجريبي أو الصناعى .
Cystidium pl., cystidia	كيس عقيم . (Kyst , Gr. = كيس) . خلية عقيمة تحدث بين الأوعية البازيدية وتبرز غالبا بعيدة عن الطبقة الخصيبية وتختلف فى شكلها الظاهرى عن الوعاء البازيدى (أنظر basidiole) .
Decay	أنظر Decomposition = تحلل
Decomposition	تحلل ؛ وهو فصل المادة إلى أجزائها المكونة ، مثل ، تحلل مادة عضوية بواسطة كائن دقيق .
Dermatophyte	فطر جلدى . (L. dermatos = جلد ، phyton = نبات) . فطر متطفل يهاجم ويسبب مرضا للجلد أو أحد زوائده .

Dikaryon	مزدوج نووى . (di , L. = اثنين , Gr. karyon = نواه) . خلية أو خيط فطرى حيث توجد نواتين أحاديتى المجموعة الصبغية ومختلفتين وراثيا ، وهما من طرازين وتكونا وثيقتى الترافق فى أزواج بعد الاندماج البلازمى (أنظر monokaryon , heterokaryon) .
Dikaryotic	ثنائى النوى . حالة ازدواج النوى .
Dimorphic	ثنائى التشكل . (di , L. = اثنين , Gr. morphe = شكل) . إنتاج شكلين مختلفين ظاهريا ، وليسا مطلوبين بالضرورة لاكمال دورة الحياة (فى المتطفلات على الحيوانات والتي تستطيع اعطاء شكلى الخلايا الفردية والميسليوم) .
Dimorphism	إزدواجية التشكل . حدوث شكلين مختلفين ظاهريا فى الكائن ثنائى التشكل .
Dioecious	ثنائى المسكن العائل . (di , L. = اثنين , Gr. oikos = منزل) . توجد التراكيب التكاثرية المذكرة والمؤنثة على ثالوسات منفصلة .
Diplanetic	ثنائى الفترة السابحة . (di , L. = اثنين , Gr. planos = تجول) . يملك تتابعا لمرحلتى جراثيم هدمية مختلفتين فى الشكل الظاهرى ويفصلهما طور راحة (فى الفطريات البيضية) (أنظر monoplanetic) .
Diplanetism	إزدواجية الفترة السابحة . تتابع مرحلتى الجراثيم الهدمية فى كائن ثنائى الطور السابح
Diploid	ثنائى المجموعة الصبغية . (diploos , Gr. = ضعف) . يملك رقم 2n من الصبغيات داخل نواة واحدة .

Diplodization	إزدواجية المجموعة الصبغية . الاتحاد النووي لنواتين أحاديتي المجموعة الصبغية لتكونا نواة ثنائية المجموعة الصبغية ، خاصة في المتباين النووي .
Disease	مرض . خلل وظيفي لكائن ، يتسبب بعوامل خارجية ، وينتج عنه أشياء غير طبيعية .
Dissimilation	هدم الغذاء . التحلل الأيضي داخل كائن .
Dormancy	كمون . فترة الراحة أو الحد الأدنى من النشاط الأيضي ، خاصة في الجراثيم . يخضع الكمون التكويني للكائن ، أما الكمون الخارجي فيخضع للظروف الخارجية .
Ectomycorrhiza	ميكوريزا خارجية . (ecto , Gr. = الخارج ، mykes = فطر ، rhiza = جذر) . أحد طرز الميكوريزا حيث يتكون غمد من هيفات الفطر خارج الجذر (أنظر endomycorrhiza) .
Endobiotic	طفيل داخلي . (endon , Gr. = داخل ، bios = حياة) . ينمو كلية داخل العائل (أنظر interbiotic , epibiotic) .
Endogenous	تولد داخلي . (endon , Gr. = داخلي ، genesis = يتولد) . يتولد أو يتكون داخل تركيب .
Endomycorrhiza	ميكوريزا داخلية . (endon , Gr. = داخلي ، mykes = فطر ، rhiza = جذر) . طراز ميكوريزي حيث تخترق هيفات الفطر الجذر ولا يوجد غمد (أنظر ectomycorrhiza) .
Endospore	الجدار الداخلي للجراثومة . (endon , Gr. = داخلي ، sporos = بذرة) الطبقة الداخلية جدا

	من جدار الجرثومة (أنظر , perispore) epispore
Entrblastic development	(أنظر blastic developement) .
Entrothallic development	(أنظر thallic developement) .
Epibiotic	طفيل خارجى . (epi , Gr. = bios , فوق , حياه) . النمو على السطح الخارجى للعائل (أنظر interbiotic , endobiotic) .
Epispore	جدار الجرثومة الخارجى (epi , Gr. = فوق , sporos = بذرة) . الطبقة الخارجية جدا من جدار الجرثومة ، التى تكون غالبا مزركشة (أنظر perispore , endospore) .
Epithecium	غلاف فوقى (epi , Gr. = فوق , theka = غمد أو غطاء) . طبقة من نسيج تغطى الأكياس الأسكية فى بعض الفطريات الأسكية القرصية
Eucarpic	حقيقى الاثمار . (eu , Gr. = طبيعى , karpos = ثمرة) . حالة يتحول فيها جزء فقط من الثالوس الممثل إلى تركيب (أو تراكيب) تكاثرية .
Euhymenium	طبقة خصبة حقيقية . (eu , Gr. = طبيعى , hyuen = غشاء) . طراز من الطبقة الخصيبية تنشأ كأوعية بازيدية عمادية ؛ وتتغلظ أحيانا (أنظر catahymenium) .
Excipulum	تخت خارجى . pl. , (Excipula L. = وعاء) . يوجد فى الفطريات الأسكية القرصية ، وهو نسيج أسفل الطبقة تحت الخصيبية ويكون الحافة العقيمة الخارجية تماما من الجسم الثمرى القرصى .

Exogenous	تولد خارجى . (ex , L. = خارج عن ، genesis = يتولد) . التولد أو الانتاج خارج التركيب .
Exogenous dormancy	أنظر dormancy .
Exploitation	استغلال . علاقة بيئية متداخلة يعتدى فيها أحد الكائنات على كائن آخر لمصلحته الخاصة (تطفل أو فتراس) .
Facultative parasite	طفيل اختياري . (facultas , L. = مقدرة) . كائن يعيش طبيعيا كمتروم ولكنه تحت ظروف معينة يمكن أن يعيش كمتطفل (أنظر obligate parasite) .
Fermentation	تخمير . (fermentam , L. = خميرة) . تنفس لاهوائى ؛ أيض المركبات العضوية لا هوائيا .
Fertilization	إخصاب . الاتحاد الجنسى لكل من السييتوبلازم (الاندماج البلازمى) والأنوية (الاتحاد النوى) .
Fertilization tube	أنبوبة إخصاب . إمتداد من الأنثريدة يخترق جدار الحافظة البيضية ليصل إلى خلية البيضة والذي يمر خلاله البروتوبلازم الذكري (فى الفطريات البيضية) .
Fission	انشطار أو انشقاق . إنقسام الخلية بواسطة التشقق أو تشقق الخلية إلى جزئين (أنظر budding) .
Flagellum pl., flagella	سوط . (flagellum , L. = كرجاج) . تركيب بشكل الشعيرة يجر الخلية السابحة .
Flexuous hyphae	هيفات استقبالي (flexuosus , L. = ممتد) .

	الهيئات فى الوعاء البكنى التى تقوم بالاندماج البلازمى مع جرثومة بكنية (فى رتبة فطريات الأصداء) .
Foliose thallus	ثالوس ورقى . (L. , folium = ورقة) . ثالوس مسطح بشكل ورقة النبات وينتشر فوق الطبقة التحتية ولكنه يتصل بها عند نقط محددة فقط (فى الأشنيات) (أنظر crustose thallus , fruticose thallus) .
Fruticose thallus	ثالوس شجيرى . (L. , fruticosus = شجيرة) ثالوس قائم أو متدلى (فى الأشنيات) (أنظر crustose thallus , foliose thallus) .
Fungicide	مبيد فطرى . عامل كيميائى أو فيزيائى يقتل الفطر (أنظر fungistasis) .
Fungistasis	وقف نمو الفطر . تثبيط النمو الفطرى والذى لا يكون مميتا (أنظر fungicide) .
Fungus pl., fungi	فطر . (L. , fungus = mushroom أو عيش الغراب) . كائن غير ذاتى التغذية عادة ذو خلايا خيطية الشكل ولها جدر وتمتص الغذاء فى صورة محلول مائى .
Funiculus pl., funiculi	حبيل سرى . (L. , funis = حبل) . حبل فطرى يصل الثميرة بالغلاف المحيطى (فى فطريات عش الطائر) .
Gametangium pl., gametangia	حافطة مشيجية . (Gr. , gamete = إنبات , angeion = كيس) . خلية متكشفة تنتج أمشاجا محددة أو تحتوى بروتوبلاست غير متكشف يقوم بوظيفة الأمشاج المعروفة .

Gamete	مشيج أو جاميطة . (Gr. , gamete = إنبات) . خلية تكاثرية متكشفة ذات المقدرة على الاندماج النووي مع خلية تكاثرية أخرى مشابهة أو مغايرة .
Generative cell	خلية مولدة . فى الفطريات الأسكية الشعرية ، وهى الخلية التى تحمل حويضة جرثومية .
Generative hyphae	هيفات مولدة . هيفات غير متخصصة رقيقة الجدر توجد فى الثمرة البازيدية (أنظر (lactiferous, binding, and skeletal . hyphae
Geotropism	أنظر tropism .
Germination	إنبات . (L. , germen = برعم صغير) . ظهور البروتوبلازم - الخضرى عادة - من جرثومة .
Gill	خيشوم أو صفيحة . بروز صفيحي الشكل مغطى بالطبقة الخصيبية ، ويتدلى من السطح السفلى للثمرة البازيدية فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة .
Gleba	لب خصيب . (L. كتلة سميكة) . نسيج يحمل الجراثيم يقفل عليه غلاف محيطى طوال النمو (فى الفطريات البازيدية المعدية) .
Gymnocarpic development	نمو ثمرى عارى . (Gr. , gymnos = عارى ، karpos = ثمرة) . نمو الثمرة البازيدية بحيث تكون الطبقة الخصيبية مكشوفة (معرضة) طوال فترة النمو (أنظر hemiangiocarpic ، . pseudoangiocarpic
Gymnohymenial development	نمو طبقة خصيبية عارية (Gr. , gymnos =

	<p>عارى ، hymen = غشاء) نمو الثمار الأسكية القرصية بحيث تكون الطبقة الخصيبية مكشوفة (معرضة) طوال فترة النمو (أنظر cleistohymenial) .</p>
Haploid	<p>أحادى المجموعة الصبغية . (= haploss , Gr.) فردى) . يملك العدد الأساسى الفردى (ن) ، أو العدد المختزل من الكروموسومات فى نواة فردية .</p>
Haploidization	<p>تفريد المجموعة الصبغية = انقسام اختزالى . فى المتباين النووى ، تحول النواه ثنائية المجموعة الصبغية إلى نواة أحادية المجموعة الصبغية خلال سلسلة من الانقسامات الاختزالية حيث تتكون أنوية غير حقيقية المجموعة الصبغية .</p>
Hapteron	<p>ماسك . (= hapteron , Gr.) يلصق بـ) . عضو إلتصاق فى بعض الأشنيات وفى فطريات عشب الطائر . وفى الأخيرة ، يكون الماسك عبارة عن هيفات صمغية جدا توجد عند قاعدة الحبل السرى .</p>
Haustorium pl., haustoria	<p>ممص . (= haustus , L.) جلب الماء) . امتداد هيفى متخصص ، يتكون بواسطة بعض الفطريات المتطفلة ، والذى يخترق خلية العائل ويمتص المواد الغذائية .</p>
Hemiangiocarpic development	<p>نمو ثمرى نصف مغطى . (= Hemi , Gr.) جزئى ، angeion = كيس ، karpos = ثمرة) . نمو الثمرة البارزىدية حيث تتكون الطبقة الخصيبية داخليا أثناء مراحل النمو الأولى ، ولكنها تصبح معرضة قبل النضج (أنظر pseudoangiocarpic , gymnocarpic) .</p>

Heteroecious	تباين العوائل . (heteros , Gr.) = شكل مغاير oikos = منزل) . الاحتياج لأكثر من نوع عائل لإكمال دورة الحياة (فى رتبة فطريات الأصداء) (أنظر autoecious) .
Heterogamy	اتحاد مشيجى مغاير . (heteros , Gr.) = شكل مغاير ، gamete = إنبات) . الاندماج البلازمى بين مشيجين يختلفان فى شكلهما الظاهرى (أنظر Isogamy) .
Heterokaryon	متباين نوويا . (heteros , Gr.) = شكل مغاير ، karyon = نواة) . خلية تحتوى أنوية مختلفة فى تركيبها الوراثى أو ثالوس يتكون من مثل هذه الخلايا (أنظر homokaryon ، dikaryon) .
Heterokaryosis	تباين التلازم النووى . أنظر Heterokaryotic
Heterokaryotic	متباين التلازم النووى . حالة التباين النووى .
Heterothallic	متباين الثالوس . (heteros , Gr.) = شكل مغاير ، thallos = أفرع) . حالة العقم الذاتى ، والتى تتطلب شريكا مختلفا للتكاثر الجنسى (أنظر homothallic) .
Heterothallism	تباين الثالوس . العقم الذاتى (أنظر homothallism) .
Heterotrophic	غير ذاتى التغذية . (heteros , Gr.) = شكل مغاير ، trophe = التغذية) . أخذ الغذاء من مادة عضوية تكونت بواسطة كائن آخر ، فيعيش الأول كمتروم أو متطفل (أنظر autotrophic) .
Hilar appendix	نتوء سرى . السرة والتراكيب المصاحبة عند

	قاعدة الجرثومة البازيدية .
Holobasidium	وعاء بازيدى كلى . (halos , Gr. = كامل ، basidion = قاعدة صغيرة) . وعاء بازيدى يتكون من خلية واحدة (غير مقسم) (أنظر phragmobasidium) .
Holoblastic development	أنظر Blastic development .
Holocarpic	كلى الإثمار . (holos , Gr. = كامل ، karpos = ثمرة) . الحالة التى يتحول فيها جميع الثالوس الممثل إلى تركيب تكاثرى (أنظر eucarpic)
Homokaryon	متماثل التلازم النووى . (homos , Gr. = مماثل ، karyon = نواة) . خلية تحتوى على أنوية ذات تركيب وراثى واحد فقط أو ثالوس يتكون من مثل هذه الخلية (أنظر heterokaryon) .
Homokaryotic	متماثل التلازم النووى . حالة التماثل النووى .
Homothallic	متماثل الثالوس . (homos , Gr. = متماثل ، thallos = فرع) . حالة الخصوبة الذاتية ، أى إمكانية التكاثر الجيسى بدون شريك (أنظر heterothallic) .
Homothallism	تماثل الثالوس . الخصوبة الذاتية . (أنظر heterothallism) .
Host	عائل . كائن حى يمد الغذاء ، وربما الحماية ، للفطر الذى يعيش عليه أو بداخله .
Humus	دوبال . (L. = أرض) . الجزء العضوى القاتم من التربة ويتكون معظمه من مواد نباتية متحللة جزئياً .

Hymenium pl., hymenia	طبقة خصبية . (hymen , Gr. = غشاء) . طبقة عمادية الشكل من الأكياس الأسكية أو الأوعية البازيدية ، متضمنة أى خلايا عقيمة مثل الأوعية البازيدية، الشعيرات العقيمة ، أو الحويصلات العقيمة .
Hymenophore	حامل الطبقة الخصبية . (hymen , Gr. = غشاء ، phoros = حامل) . التراما الموجودة أسفل الطبقة الخصبية مباشرة والتي تحمل الطبقة الخصبية فى ثمرة بازيدية .
Hypertrophy	تضخم «تزايد حجمى» (hyper , Gr. = فوق ، trophe = الغذاء) . نمو زائد بصورة غير طبيعية لنسيج ، خلية ، أو مكونات الخلية .
Hypha pl., hyphae	خيوط فطرية أو هيفا . (hyphe , Gr. = خيط) الجزء الخيطى لفطر ، يكون عادة مقسم ويتكون من خلايا عديدة فى تتابع خطى .
Hyphal body	جسم هيفى . جزء من الخيط الفطرى ينفصل ويتكاثر بالتبرعم أو الانقسام الثنائى (التشق) (فى رتبة الفطريات الحشرية ، انتوموفثورالات) .
Hypogeous fungi	فطريات تحت أرضية . (hypos , Gr. = أسفل ، ge = أرض) . الفطريات التى تكون ثمارها الجرثومية تحت سطح التربة .
Inoculate	يعدى . (inoculare , L. = وضع طعم) . تقديم كائنات حية دقيقة ، أو مادة تحتوى عليها ، داخل أو على كائن حى أو طبقة تحتية.
Inoculum	لقاح . الجزء المستخدم فى العدوى .
Inoperculate	غير غطائى . (in , L. = ليس ، operculum

	<p>(غطاء) . فى الأكياس الأسكية أو الحوافظ الجرثومية التى تفتح بواسطة ثقب يفتقر إلى غطاء (أنظر operculate) .</p>
Interbiotic	<p>تطفل بينى . (Inter , L. = بين , bios , Gr. = حياه) . عندما يكون جزء من الثالوس داخل العائل وجزء خارجه (فى الكيتريدليات) . أنظر (endobiotic , epibiotic) .</p>
Isidium	<p>إيسيديوم . (is , Gr. = نسيج , idios = يملكه أحد) . أنابيب أولية فى قشرة الأشن يمكن أن تكون اسطوانية ، صولجانية ، أو بأشكال أخرى .</p>
Isogamy	<p>إتحاد مشيجى مشابه . (isos , Gr. = مساو ، gamete = انبات) . الاندماج البلازمى بين أمشاج متماثلة فى الشكل الظاهرى (أنظر heterogamy) .</p>
Karyogamy	<p>اتحاد نووى . (karyon , Gr. = نواه ، gamos = زواج) . اتحاد نواتين .</p>
Kinetosome	<p>جسم حركى . (kinein , Gr. = يحرك ، soma = جسم) . جسم قاعدى يقع داخل الخلية والذى ينمو إلى ألياف بداخل السوط .</p>
Lactiferous hyphae	<p>هيفات لبنية . (lactis , L. = لبن) . هيفات مملوءة بسائل لبنى (أنظر binding , generative and skeletal hyphae) .</p>
Lacunar development	<p>نمو تنقبى . (lacuna , L. = ثقب أو فجوة صغيرة) . نمو الفطريات البازيدية المعدية حيث تتكون تجاويفا عن طريق تمزق نسيج اللب الخصب</p>

Lamella	صفیحة lamellae , pl. (مشتقة من lamina , L. = صفیحة رقیقة) . أنظر gill
Lichen	أشن أو أشنة . (lichen , Gr. = سرخس الشجرة) . ثالوس يتكون من طحلب وفطر مخلوطين ويعيشان فى علاقة تكافلية .
Life cycle	دورة الحياة . تتابع المراحل بعد طور نمو معين أو شكل جرثومى معين ، والتي تبلغ ذروتها بانتاج نفس طور النمو أو الشكل للجرثومة .
Loculate	مسكنى . (مشتق من locus , L. = مكان) . يحتوى تجاويفا .
Locule	مسكن . تجويف فى حشية ثمرية يحوى أكياسا أسكية ولا يحاط بجدار ينشأ من الثمرة الأولية أو التراكيب الجنسية الأخرى .
Lomasome	لوماسوم . (loma , Gr. = حاجز ، soma = جسم) . جسم ذو أشكال مختلفة يوجد بين الغشاء البلازمى وجدار الخلية .
Long-cycled	طويل الدورة . يملك تبادل الأجيال وجميع الأطوار الجرثومية الخمسة فى دورة الحياة (فى الأصداء) (أنظر short-cycled) .
Lysis	تحلل . (lyein , Gr. = يتكسر) . تحطم مادة أو خلايا بواسطة إنزيم أو عامل آخر .
Metabasidium	وعاء بازیدی تال . (meta , Gr. = تغير ، basidion = قاعدة صغيرة) . الخلية التي يحدث فيها الانقسام الاختزالي فى أفراد الفطريات البازيدية (أنظر probasidium) .
Mitotic crossing over	عبور ميتوزى . تبادل أجزاء الصبغيات

	(الكروموسومات) أثناء تفريد المجموعة الصبغية .
Mold	عفن . نمو فطرى زغبي على طبقة تحتية ، يتكون عادة من ميسليوم (غزل فطرى) خيطى .
Monoecious	وحيد المنزل . Gr. monos = فردى ، oikos = منزل) . توجد الأعضاء التكاثرية المذكرة والمؤنثة على نفس الثالوس (أنظر dioecious).
Monokaryon	موحد نووى . (Gr. monos = فردى ، karyon = نواة) . خلية أو خيط فطرى حيث توجد نواه أو أكثر وحيدة المجموعة الصبغية ، وجميعها من نفس الطراز الوراثى (أنظر dikaryon, heterokaryon).
Monokaryotic	أحادى نووى . توفر حالة الموحد النووى .
Monoplanetic	أحادى الفترة السابحة . (Gr. monos = فردى ، planos = تجول) . يملك جراثيما هدية من طراز واحد فقط (فى الفطريات البيضية) (أنظر diplanetic).
Monoplanetism	تكوين طور واحد فقط من الجراثيم الهدبية . (فى الفطريات البيضية) (أنظر diplanetism).
Mushroom	عيش الغراب . أحد الفطريات البازيدية الخصبة اللحمية ذات الصفائح ، يستخدم هذا المصطلح عادة للدلالة على الأصناف التى تؤكل .
Mycelium pl., mycelia	ميسليوم أو غزل فطرى . (Gr. mykes = فطر) . كتلة من الخيوط الفطرية ، وغالبا

	يستخدم للإشارة إلى جميع الهيفات المكونة للثالوس .
Mycetangium pl., mycetangia	جيب فطري . (mykes , Gr. = فطر ، angeion = وعاء) . فى بعض الخنافس ، وهو جيب خاص حيث يستطيع متكافلها الفطري أن يستقر .
Mycology	علم الفطريات . (mykes , Gr. = فطر ، logos = دراسة) . العلم الذى يختص بدراسة الفطريات .
Necrosis	موت . (nekros , Gr. = جسم ميت) . موت الخلايا أو الأنسجة ، بصفة خاصة كنتيجة لمرض .
Necrotrophic parasite	طفيل رمى التغذية . (nekros , Gr. = جسم ميت ، trophe = الغذاء) . فطر يتطفل على كائنات أخرى والذى يقتل عائلة ويتغذى على الخلايا الميتة (أنظر biotrophic parasite) .
Nonsexual reproduction	تكاثر لا جنسى . إنتاج أبناء بدون تكوين جراثيما من أعضاء جنسية .
Nuclear cap	القبة النووية . جسم يحتوى على كمية كبيرة من الحمض النووى RNA ، ويوجد على جانب من نواة الجرثومة الهدبية أو المشيج .
Obligate parasite	طفيل حتمى . كائن لا تستطيع الحياة كمتروم ولا بد من أن يعيش كمتطفل (أنظر facultative parasite) .
Oidium pl., oidia	أويده . (oidion , Gr. = بيضة صغيرة) . خلية رقيقة الجدار تتحرر بتكسر الخيط الفطري إلى الخلايا المكونة له . ويمكن للأويده أن تقوم بدور جرثومة لا جنسية أو كعامل إخصاب .

Oogamy	اتحاد مشيجى بيضى . (oon , Gr. = بيضة). أحد طرز الاتحاد المشيجى المغاير حيث يتم الاندماج البلازمى بين بيضة كبيرة غير متحركة ومشيج مذكر صغير ومتحرك أو سيتوبلازم مع أنثريدة .
Oogonium pl., oogonia	حافطة بيضية . (oon , Gr. = بيضة , gone = طفل) . وعاء مشيجى مؤنث يحتوى على مشيج أو أكثر ومحددة .
Oosphere	بيضة . (oon , Gr. = بيضة , sphaira = كرة) . كرة كبيرة من البروتوبلازم والتى تقوم بوظيفة البيضة أو المشيج المؤنث فى الحافطة البيضية .
Oospore	جرثومة بيضية . (oon , Gr. = بيضية , sporos = بذرة) . جرثومة جنسية سميكة الجدار تنمو من خلية البيضة بعد الاندماج البلازمى أو أحيانا بالتوالد الذاتى .
Operculate	غطائى . (operculum , L. = غطاء) . كيس أسكى أو حافطة جرثومية تحمل غطاء (أنظر inoperculate) .
Ostiole	فتحة . (ostium , L. = فتحة صغيرة) . ممر أنبوبى ينتهى بثقب ويمتد خلال عنق الجسم الثمرى القارورى ؛ فتحة أو ثقب تسمح بتحرر الجراثيم من أى ثمرة جرثومية .
Papilla pl., papillae	حلمة . امتداد بشكل نتوء ، على سبيل المثال ، على حافطة الجراثيم الهدبية .
Paraphysis pl., paraphyses	شعيرة عقيمة . (para , Gr. = جانب ، physis = نمو) . خلايا مستطيلة عقيمة توجد فى الطبقة الخصيية مختلطة بالأكياس الأسكية

Parasexual cycle	<p>؛ وهى تنمو لأعلى وذات قمم حرة .</p> <p>الدورة التزاوجية الجانبية (para , Gr.) = جانب) . تتابع يتضمن تكوين المتباين النووي ، إزدواج المجموعة الصبغية ، وتفريد المجموعة الصبغية ، وينتج غالبا بتكوين أنوية مختلفة . ويعكس الدورة الجنسية ، يمكن أن تحدث الدورة التزاوجية الجانبية عند أى نقطة أو باستمرار على طول دورة الحياة .</p>
Parasite	<p>طفيل . (parasitus , L.) = الشخص الذى يأكل على موارد الآخرين) . كائن يشترك غذاءه من كائن حي آخر ، وعادة - وليس دائما - يسبب ضررا للكائن العائل .</p>
Parthenogenesis	<p>توالد بكرى . (parthenos , Gr.) = بكر ، genesis = توليد) . تكاثر يتضمن نمو الأمشاج المؤنثة دون حدوث اخصاب .</p>
Partial veil	<p>قناع جزئى . قناع يوجد فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة يمتد من الساق إلى حافة القلنسوة .</p>
Pathogen	<p>طفيل أو كائن ممرض . (pathos , Gr.) = مرض ، genesis = توليد) . طفيل يسبب مرضا لعائلة .</p>
Pathogenicity	<p>إثبات العدوى . المقدرة على انتاج مرض ؛ أو الكفاءة لأن يكون كائنا ممرضا .</p>
Peridiole	<p>ثميرة (peridion , Gr.) جيب صغير) . فى رتبة فطريات عش الطائر ، وهو جزء منفصل من اللب الخصيب يحتوى على جراثيم بازيدية وتحاط بجدار محدد ، والتي تقوم بوظيفتها كوحدة انتشار .</p>

Peridium pl., peridia	جراب ثمرى . (peri-dion , Gr.) = جيب صغير) . الفطاء الخارجى تماما فى الثمرة الجرثومية .
Periphysis pl., periphyses	شعيرة مبطنة . (peri , Gr.) = حول ، physis (= نمو) . خيوط قصيرة شعيرية الشكل تحدث فى فتحة بعض الفطريات الأسكية القارورية .
Periplasm	بلازم محيطى . (peri , Gr.) = حول ، plasma (= شئ تكون) . فى بعض الفطريات البيضية ، وهو البروتوبلازم الذى يحيط بخلية البيضة داخل الحافظة المشيجية البيضية .
Perispore	الغلاف المحيطى للجرثومة . (peri , Gr.) = حول ، sporos (= بذرة) . غشاء يحيط بجدار الجرثومة الخارجى وليس دائم الاتصال (أنظر endospore, exospore) .
Perithecium pl., perithecia	ثمرة أسكية قارورية . (peri , Gr.) = حول ، theka (= كيس) . ثمرة أسكية مغلقة ينمو جدارها من الثمرة الأولية أو تراكيب جنسية أخرى ، ولها طرق منتظمة لتفتحها ، مثل بواسطة ثقب أو شق .
Phialide	فياليدة أو زائدة قارورية . (phiale , Gr.) = وعاء شراب) . خلية طرفية فى حامل كونيدي داخله أو فوقه والتى تنتج الكونيديات بالتبرعم فى تعاقب ودون تغيير فى طول الحامل الكونيدى .
Phototropism	أنظر tropism .
Phragmobasidium	وعاء بازيدى مجزأ . (phragmos , Gr.) = تجزئة ، basidion = قاعدة صغيرة) . وعاء بازيدى يقسم إلى أكثر من خلية واحدة

	بواسطة حواجز طولية أو عرضية (أنظر holobasidium).
Pileus pl., pilei	قلنسوة . (L. , piles = قبة) . الجزء المتمد قبعى الشكل فى بعض الثمار البازيدية أو الأسكية والذى يحمل الطبقة الخصيبية .
Plasmogamey	إندماج بلازمى (Gr. , plasma = شئ تكون ، gamos = زواج) . إتحاد سيتوبلازم بروتوبلازمين ، ويكون جنسيا فى الطبيعة ويتبعه اتحاد نووى .
Polypore	عديد الثقوب (Gr. , polys = عديد ، poros = ثقب) . اسم شائع لأحد أفراد الأفيللو فورالات الذى يكون ثقوبا ؛ أحد الفطريات الرقية .
Pore	ثقب . (Gr. , poros) . فتحة صغيرة ؛ وفى الفطريات البازيدية الخصبة ، هى قم الأنبوب .
Predator	مفترس . كائن يمسك بكائن آخر ثم يقتله ويستخدمه كغذاء .
Probasidium	وعاء بازيدى أولى . (Gr. , pro = قبل ، basidium = قاعدة صغيرة) . الخلية التى يحدث فيها الاتحاد النووى فى الفطريات البازيدية (أنظر metabasidium) .
Progamete	مشيج أولى . (Gr. , pro = قبل ، gamete = إنبات) . فى الفطريات الزيجية ، طرف هيفى منتفخ سيتكشف إلى حافظة مشيجية ومعلق .
Protoperithecium pl., protoperithecia	ثمرة أسكية قارورية أولية . (Gr. , protos = أول) . الطور المبكر وحيد المجموعة الصبغية والذى سينمو إلى ثمرة أسكية قارورية بعد الاندماج البلازمى .

Pseudoangiocarpic development	نمو ثمرى مغطى كاذب . (pseudes , Gr.) كاذب , angeion = كيس , karpos = ثمرة) . نمو ثمرة بازيدية حيث تكون الطبقة الخصيية غير الناضجة معرضة في مراحل النمو الأولى ولكنها تصبح مغطاه بحافة القلنسوة المنحنية والقناع الجزئى (أنظر , hemiangiocarpic) gymnocarpic .
Pseudoparaphysis pl., pseudoparaphyses	شعيرة عقيمة كاذبة . (pseudes , Gr.) كاذب , physis = نمو) . خيط عقيم ينمو لأسفل في تجويف بعض الثمار الأسكية ، وعادة يتصل بالقاعدة .
Pseudoparenchyma	بارنشيمة كاذبة . (pseudes , Gr.) = كاذب) . نسيج فطرى يتكون من خلايا متقاربة القطر وتشبه الخلايا البارنشيمية فى النباتات الراقية .
Pseudoseptum	حاجز كاذب . (pseudes , Gr.) = كاذب ، septum = حاجز) . حاجز غربالى الشكل وبه ثقوب عديدة .
Pseudothecium	ثمرة أسكية كاذبة . (pseudes , Gr.) = كاذب ، theke = غمد أو غطاء) . حشية أسكية تشبه الجسم الثمرى قارورى الشكل .
Pycnidium pl., pycnidia	وعاء بكنيدى . (مشق من pyknos , Gr.) كثيف) . ثمرة جرثومية مغلقة تحتوى تجويفا يحمل جراثيما كونيدية .
Pycniospore	جرثومة بكنية . (pyknos , Gr.) = كثيف) . جرثومة (عضو تذكير) تتولد فى وعاء بكنى فى اليوريدينالات .
Pycnium pl., pycnia	وعاء بكنى . (pyknos , Gr.) = كثيف) . فى

	اليوريدينيات ، الطور O ، ويتكون من العناصر الذكورية المخصبة (الجراثيم البكنية) والعناصر المؤنثة ، هيفات الاستقبال .
Receptacle	تخت . ساق يحمل المنطقة الخصبة بالأكياس الأسكية أو الأوعية البازيدية (فى اللابولبنيات والفاللات) .
Resting spore	جرثومة ساكنة . جرثومة سميكة الجدار والتي تنبت بعد طور راحة (سكون) ، غالبا الشتاء .
Rhizoid	شبه جذر (rhiza , Gr. = جذر) . هيفات خطافية تشبه الجذر ؛ وفى الكيتريدريات ، الجزء الخيطى من الثالوس الذى يمتد داخل الطبقة التحتية .
Rhizomorph	شكل جذرى (rhiza , Gr. = جذر ، morphe = شكل) . أشرطة كبيرة متماسكة من هيفات الفطر تشبه الجذر .
Rhizoplast	بلاستيدة جذرية . (rhiza , Gr. = جذر ، plastos = متكون) . شريط يمتد من النواه إلى البلازم المحيطى فى الخلايا المتحركة .
Saprophyte	مترمم . (sapro , Gr. = متحلل ، phyton = نبات) . الفطر ، البكتيريا ، أو النبات الذى يتغذى على مادة عضوية ميتة .
Sclerotium pl., sclerotia	جسم حجرى . (skleros , Gr. = صلب) . جسم متصلب ، مقاوم أو فى طور الراحة ، يتكون من كتلة من النسيج الفطرى ، إما مع أو بدون نسيج العائل والذى ينمو إلى ميسليوم ، ثمرة جرثومية ، أو حشية ثمرية .
Septal pore cap	العلامة القوسية للحاجز المفتوح . شكل قبعة

	يتكون من الشبكة الاندوبلازمية ، يحدث مباشرة فوق ثقب الحاجز المفتوح (فى الفطريات البازيدية) .
Septum pl., septa	حاجز . (L. = سور) . جدار عرض فى الخيط الفطرى أو الجرثومة .
Sexual reproduction	تكاثر جنسى . إنتاج أبناء بعد الاتحاد الذوى والانقسام الاختزالى عند نقطة منتظمة فى دورة الحياة . وقد يحدث الاندماج البلازمى أولا يحدث بواسطة أعضاء متخصصة أو بدونها .
Short-cycled	قصير الدورة . يملك أقل من خمس أطوار جرثومية فى دورة الحياة (فى اليوريدينالات) (أنظر long-cycled) .
Skeletal hyphae	هيفات هيكلية . هيفات سميكة الجدر ، متفرعة أو غير متفرعة ، مستقيمة أو منحنية قليلا ، توجد داخل الثمرة البازيدية (أنظر binding) generativee and lactiferous hyphae .
Soredium pl., soredia	سوريديوم . (sorus , Gr. = بثره) . مجموعة محددة من خلايا فطرية وطحلبية تتكون بواسطة الأشن والتي يمكن أن تنتثر وتبدأ ثالوس أشنى جديد .
Sorus pl., sori	بثره . (Gr. = بثره) . تزاخم أو كتلة جراثيم ، كما فى البلازموديو فورالات ، اليوريدينالات ، واليوستيلاجينالات .
Spermatium pl., spermatia	بذيرة . (sperma , Gr. = بذرة أو انبات) . مشيج مذكر وحيد الخلية غير متحرك يصبح حرا قبل الاندماج البلازمى .

Sporangiole	حويضة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، angeion = وعاء ، L. = olus = مصغر) . حافطة جرثومية صغيرة تحتوى فقط على جرثومة اسبورانجية واحدة أو قليل منها ولا يوجد بها عويمد .
Sporangiophore	حامل اسبورانجى . (sporos , Gr. = بذرة ، phoros = حامل) . خيط فطرى متحور يحمل الحافطة الجرثومية .
Sporangiospore	جرثومة اسبورانجية . جرثومة لاجنسية تنتج داخل حافطة جرثومية .
Sporangium pl., sporangia	حافطة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، angeion = وعاء) . كيس يحمل جراثيم لاجنسية داخلية النشأة (جراثيم اسبورانجية) .
Spore	جرثومة . (sporos , Gr. = بذرة) . وحدة تكاثرية جنسية أو لاجنسية محددة ، عادة تغلف بجدار صلب ، ويمكنها الانتثار . وبالعكس البذور فى النباتات الراقية ، لاتحتوى الجرثومة على جنين .
Sporocarp	ثمرة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، karpos = ثمرة) مصطلح عام لجسم عديد الخلايا أو عضو يحوى أو يحمل جراثيما ، مثل الثمرة الأسكية أو الثمرة البازيدية .
Sporodochium pl., sporodochia	وسادة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، doche = تخت) . حزمة من الحوامل الكونيدية تنشأ من حشية أو كتلة من الهيفيات .
Sporophore	حامل جرثومى . (sporos , Gr. = بذرة ، phoros = حامل) . تركيب ينتج أو يحمل جراثيما مثل الحامل الكونيدى ، الثمرة

	الجرثومية ، أو الثمرة البازيدية .
Sterigma pl., sterigmata	ذنب . (Gr. = دعامة) . تركيب يشبه الذنب الصغير على الوعاء البازيدى ويحمل الجرثومة البازيدية .
Sterile	عقيم . معقم (١) أنسجة أو تراكيب لا تنتج جراثيما ؛ (٢) غير ملوث بكائنات حية دقيقة .
Stipe	ساق . (stipes , L. = ساق) . الجزء ساقى الشكل لبعض الثمار الأسكية أو الثمار البازيدية الكبيرة ؛ أو أى ساق يحمل جراثيما .
Stolon	رئد أو هيفا جارية . خيط فطرى أفقى يمسك بالطبقة التحتية عند أماكن اتصاله بها (فى الميوكورات) .
Stroma pl., stromata	حشية ثمرية . (Gr. = غطاء) . كتلة كثيفة من النسيج الخضرى ، تختلط أحيانا مع نسيج العائل ، وتحمل غالبا ثمارا جرثومية إما داخليا أو على سطحها .
Subhymenium pl., subhymenia	طبقة تحت خصيبية . (sub , L. = تحت ، hymen , Gr. = غشاء) . نسيج متكشف تحت الطبقة الخصيبية مباشرة التى تنمو إلى أكياس أسكية أو أوعية بازيدية وعناصر عقيمة فى الطبقة الخصيبية .
Substratum	طبقة تحتية . الوسط أو البيئة التى تخدم كمصدر غذاء و/ أو تدعم الفطر .
Succession	تتابع . التغيرات المتتالية فى عشيرة الفطر على طبقة تحتية .
Suspensor	معلق . طرف هيفى متخصص يحمل حافظة

	مشيجية وفى النهاية جرثومة زيجية (فى الميوكورات) .
Symbiont	متكافل (sym , Gr. = مع ، bios = حياة) . مرافق فى العلاقة التكافلية .
Symbiosis	تكافل . علاقة يعيش فيها كائنين مختلفين سويا . هذه العلاقة قد تكون ضارة ، مفيدة ، أو مغذية لأحد الشريكين أو كلاهما .
Symptom	عرض اصابة : التغيرات غير الطبيعية الظاهرة على الشكل الخارجى أو الحالة الفسيولوجية التى تنتج أثناء المرض .
Synnema pl., synnemata	ضفيرة كونيدية . (syn , Gr. = سويا ، nema = خيط) . حزمة من الحوامل الكونيدية ، تكون قائمة عادة .
Teliospore	جرثومة تيليتية (telos , Gr. = اكمالى ، تكملى ، sporos = بذرة) . جرثومة سميكة الجدار فى طور الراحة ، وهى مكان حدوث الاتحاد النووى وتنتج الوعاء البازيدى (فى اليوريدينالات واليوستيلاجينالات) .
Telium pl., telia	بثرة تيليتية أو منشئ الجراثيم التيليتية ، (telos , Gr. = اكمال أو تكملى) . البثرة النهائية (الطور III) المنتج فى اليوريدينالات وتنتج عنه جراثيم تيليتية .
Telomorph	الطور الكامل (الجنسى) . (telos , Gr. = اكمال ، morphe = شكل) . الطور الجنسى فى دورة حياة فطر (أنظر anamorph) .
Tetrapolar sexuality	دورة جنسية رباعية القطبية (tera , Gr. = أربعة ، polus , L. = قطب) . طراز من

	<p>التوالف الجنسى تحكمه جينات متعددة الآليات على موقعين يتولدان على كروموسومات منفصلة (أنظر bipolar) . sexuality</p>
Thallic development	<p>نمو خضرى أو ثالوسى . (thallos , Gr.) = فرع) . تكوين جراثيم كونيدية بتقسيم الهيفا الخضرية أو الحامل الكونيدى إلى منشئات جراثيم كونيدية محددة ، والتي يمكن أن تتضخم بعد ذلك . وفى النمو الثالوسى الداخلى . entrothallic devolp. (entron , Gr.) = الذى بداخل) ، تترسب طبقات جدار إضافية داخل جدر الخلية الأم ولا تشترك فى الجرثومة. أما فى النمو الثالوسى الكلى . Holocarpic development (holos , Gr.) = كل) ، فإن جميع طبقات جدار الخلية الأم تشترك فى الجرثومة الجديدة (أنظر blastic) . development)</p>
Thallus pl., thalli	<p>ثالوس . (thallos , Gr.) = فرع صغير) . أى جسم نباتى خضرى بسيط يفتقر إلى جذور ، سوق ، وأوراق .</p>
Tinsel flagellum	<p>سوط بهرجانى (ريشى) . سوط يحمل خيوطا بسيطة تمتد من المحور الأصى للسوط . (أنظر wiplash flagellum) .</p>
Tissue	<p>نسيج . تجمع هيفات أو خلايا هيفية قصيرة تتصل كل منها بالأخرى من جميع الجوانب .</p>
Trama	<p>تراما . النسيج العقيم فى الثمرة البازيدية .</p>
Trichogyne	<p>شعيرة أنثوية . (trichos , Gr.) = شعرة ،</p>

	<p>gyne = امرأة) . هذا الجزء من الثمرة الأولية الذي يستقبل البروتوبلازم الذكري ويكون غالبا طويلا وخطيا .</p>
Trichophoric cell	<p>الخلية الحاملة للشعيرة الأنثوية . (trichos, Gr. = شعرة ، phoros = حامل). وهي الخلية التي تحمل الشعيرة الأنثوية في اللابولينيات .</p>
Tropism	<p>انتحاء . (trope , Gr. = جذب إلى) . إنحناء أو نمو كاستجابة عادة جذب في جانب معين ، إما تجاه (إيجابي) أو بعيدا عن (سلبي) ، ويستخدم عادة للتعبير (مثلا : إنتحاء كيميائي ، وهو الاستجابة لمادة كيميائية ؛ انتحاء أرضي ، وهو الاستجابة للجاذبية الأرضية ؛ انتحاء ضوئي ، وهو الاستجابة للضوء) .</p>
Unitunicate	<p>وحيد الغلاف . (unus , L. = واحد ، tunica = غطاء) . وجود طبقة واحدة في جدار الكيس الأسكى . (أنظر bitunica) .</p>
Universal veil	<p>قناع عام . وهو قناع يحتوى كل الثمرة البازيدية أثناء مراحل النمو الأولى (في بعض الفطريات البازيدية الخصبة) .</p>
Urediniospore	<p>جرثومة يوريدية (urere , L. = يحرق ، sporos , Gr. = بذرة) . جرثومة متكررة ثنائية النوى تتولد في البثرة اليوريدية في رتبة فطريات الأصداء .</p>
Uredinium pl., uredinia	<p>بثرة يوريدية أو منشئ الجراثيم اليوريدية . (urere , L. = يحرق) . البثرة التي تحمل الجراثيم اليوريدية في رتبة فطريات الأصداء (الطور II) .</p>

Vegetative	خضرى . خلية أو تركيب لا ينتج تراكيبا تكاثرية ، ويكون عادة فى الطور التمثيلى أى الأيضى .
Vesicle	فقاعة . (vesica , L. = مثانة) . كيس بشكل المثانة أو الفقاعة والذى تنضج داخله الجراثيم الهدبية ؛ أو أى خلية أو تركيب غشائى بشكل المثانة داخل الخلية .
Volva	لفافة . (volvere , L. = يلف) . تركيب كأسى الشكل عند قاعدة الثمرة البازيدية (فى الفطريات البازيدية) .
Whiplash flagellum	سوط كرباجى . سوط ناعم (أنظر tinsel flagellum) .
Wornin body	جسم تحذيرى . عضى مستدير يحدث بالقرب من الحاجز العرضى على الأقل فى بعض الفطريات الأسكية أو الديتيرية .
Yeast	خميرة . فرد وحيد الخلية فى رتبة إندوميسيتالات ؛ يستخدم أحيانا كطور وحيد الخلية غير متحرك على سبيل المثال ، للمقارنة بالطفيليات الحيوانية ثنائية التشكل .
Zoosporangium pl., zoosporangia	حافضة الجراثيم السابحة . (zoon , Gr. = حيوان) . حافضة جرثومية تنتج بداخلها الجراثيم الهدبية (فى الفطريات الدنيئة) .
Zoospores	جراثيم سابحة (zoon , Gr. = حيوان ، sporos = بذرة) . جرثومة لاجنسية متحركة وتحمل سوطا أو سوطين (جرثومة هدية) .
Zygospore	جرثومة لاقحية أو زيجية . (ygon , Gr. = إطار T يحمله إثنان ، sporos = بذرة) .

<p>Zygosporophore</p>	<p>جرثومة جنسية سميكة الجدار فى طور الراحة تنتج من اتحاد حافظتين مشيجيتين (فى الفطريات الزيجية) .</p> <p>حامل الجرثومة الزيجية . (= zygon , Gr.)</p> <p>إطار T يحمله إثنان ، phoros = حامل) .</p> <p>فرع هيفى متخصص يحمل فى البداية حافظة مشيجية وبعد ذلك الجرثومة الزيجية (فى الفطريات الزيجية) .</p>
<p>Zygote</p>	<p>لاقحة أو زيجوت . (= zygon , Gr.)</p> <p>إطار T يحمله إثنان) .</p> <p>خلية ثنائية المجموعة الصبغية تنتج من اتحاد مشيجين .</p>

التجميع والتجهيز الفنى
مكتب سلطان للتوريدات
شارع المدينة المنورة - البر الشرقى
شبين الكوم - منوفية ت : ٠٤٨-٢٣٩٥١٧

كتب الدار العربية للنشر والتوزيع

* علم وتكنولوجيا الأغذية والتغذية

- | | |
|----------------------|---------------------------------------------------------------|
| د. حنفى هاشم | — أساسيات التغذية الحديثة |
| د. حنفى هاشم | — أساسيات الزيوت ومنتجاتها |
| د. صبحى سالم السيد | — أساسيات حفظ وتصنيع الأغذية |
| جون دى مان | — أساسيات كيمياء الأغذية |
| جون نيكرسون | — أسس علوم الأغذية ط2 |
| د. محمد كمال يوسف | — أنت والرجيم الغذائى |
| د. محمد بن عبدالمرضى | — الأسرار الكامنة فى العسل واللقاح والبروبوليس والغذاء الملكى |
| د. عائشة عبد المولى | — الأسس العلمية لتغذية الرياضيين وغير الرياضيين |
| د. محمد كمال | — الأطعمة ودورها فى التغذية والجدول الغذائية |
| د. يوسف الشريك | — الاتجاهات الحديثة فى تصنيع وتداول الأغذية المجمدة |
| موترام | — التغذية الصحية للإنسان |
| د. رقية حسنى | — الرضاعة الطبيعية |
| د. محمد كمال | — الرضاعة والفطام فى الطب والقرآن |
| أ. د. الشحات نصر | — الزيوت الطيارة |
| د. مصطفى عبدالرازق | — الطريق إلى الغذاء الصحى |
| د. أحمد عسكر | — الغذاء بين المرض وتلوث البيئة |
| د. سمير عطية محمد | — الغذاء والأعشاب وصحة الإنسان |
| د. سناء محمد | — المرجع العلمى فى تغذية الإنسان |
| د. عبد الله جعفر | — المعاملات الحرارية فى مصانع الألبان |
| إيرش لوك | — المواد الحافظة للأغذية ط2 |
| د. محمد كمال يوسف | — الموسوعة المصرية لتغذية الإنسان ج1 |
| د. يوسف الشريك | — تكنولوجيا اللحوم (الجودة - الحفظ - التداول) |
| د. فريال عبد العزيز | — تكنولوجيا صناعة السكر ومنتجات الكاكاوى والحلوى |
| د. مصطفى كمال | — تنمية المهارات العلمية فى مجال الصناعات الغذائية |

كتب الدار العربية للنشر والتوزيع

* الفطريات والميكروبيولوجى

- الفطريات ج 1 د. محمد محمد عمار
- عالم الفطريات د. محمد على أحمد
- علم الأحياء الدقيقة د. عبد الله الرابطى
- عيش الغراب البرى والكمأة (الترفاس) د. محمد على أحمد
- مقدمة فى علم الطفيليات د. نهاد ولى الخالدى
- مقدمة فى علم الفطريات د. سعد شحاته محمد
- أساسيات الميكروبيولوجيا الصناعية د. جابر زايد بريشة
- التدريبات العملية لزراعة عيش الغراب (الأنواع التجارية) د. محمد على أحمد
- التدريبات العملية فى علم الكائنات الدقيقة (حجم كبير) د. محمد أحمد الحداد
- التطبيقات فى علوم الأحياء د. حمودى ذرب حيدر
- الطفيليات البيطرية د. يحيى زكريا عطيفى
- الفطريات الصناعية د. محمد على أحمد
- الكائنات الدقيقة عملياً ط 2 د. هارى وسيلى
- المشروع واستخدامه د. أحمد عليان
- زراعة عيش الغراب د. محمد على أحمد
- طهى عيش الغراب وفوائده الغذائية والطبية د. محمد على أحمد

* الوراثة

- التدريبات الوراثة العملية ط 2 (حجم كبير) إدون جاردنر
- التكنولوجيا الحيوية النباتية زراعة الأسجة والهندسة الوراثة د. محمد كمال البحر
- المختار فى المصطلحات الوراثة د. لوى محمد
- الوراثة ومستقبل الانسان (الهندسة الوراثة) د. زيد شهاب منفذ
- بيولوجيا ووراثة الخلية ط 2 د. فتحى عبد التواب

للدان إصدارات أخرى فى مجالات علوم التربة والأراضى والحشرات والميكروبيولوجى والوراثة وعلوم تكنولوجيا الأغذية والعلوم الهندسية والبيئية والعلوم البحتة وغيرها .